4.

Abhandlungen

zur

vergleichenden Anatomie des Auges.

II.

Das Auge der Heteropoden,

geschildert an Pterotrachea coronata Forsk.

Von

Dr. H. Grenacher,

Prof. d. Zoologie a. d. Univ. Halle a. S.



Mit 2 Tafeln.

(Sonderabdruck aus den Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle Bd. XVII.)

Halle.

Max Niemeyer.

1886.

Abhandlungen

zur

vergleichenden Anatomie des Auges.

II.

Das Auge der Heteropoden,

geschildert an Pterotrachea coronata Forsk.

Von

Dr. H. Grenacher,

Prof. d. Zoologie a. d. Univ. Halle a. S.



Mit 2 Tafeln.

Halle.

Max Niemeyer.

1886.

Trotzdem unsere Kenntnisse in der vergleichenden Anatomie des Sehorgans der Thierwelt, namentlich der sog. niedern, in der letzten Zeit manchen Zuwachs erfahren haben, giebt es noch immer Gebiete genug, wo die Forschung einzusetzen hat, um unsere Erfahrungen abzurunden, zu klären, und vor Allem zu vertiefen. Dass nicht alle Augenformen auf die Untersucher mit gleicher Anziehungskraft eingewirkt haben, könnte man, wüsste man es nicht anders, schon aus der Zahl der über sie handelnden Publicationen schliessen. Dass auch das Heteropodenauge, dem diese Arbeit gewidmet ist, in dieser Hinsicht eine untergeordnete Rolle spielt, zeigt uns schon ein Blick auf die Literatur des Cephalopoden- und Gasteropodenauges; ob lediglich geringeres Interesse die Ursache des grossen Contrastes ist, kann höchstens Gegenstand der Muthmassung sein. Ich möchte aber nach Abschluss meiner eigenen Untersuchungen doch noch auf ein anderes Moment hinweisen, welches wohl nicht minder zur Erklärung der Spärlichkeit der Literatur darüber herangezogen werden dürfte, und dessen Gewicht ich während der Untersuchung selbst zur Genüge empfunden habe: ich meine damit die ungewöhnlichen Schwierigkeiten in der Erforschung gerade dieses Auges, Schwierigkeiten, die ich bei den früher von mir bearbeiteten Formen auch nicht entfernt in gleichem Grade zu überwinden hatte, und zu deren Bewältigung grosse Geduld und Interesse an der Sache nicht minder vorausgesetzt wird, als auch reichliches und gut conservirtes Material.

Dass ich dabei nicht die technischen Schwierigkeiten ausschliesslich oder in erster Linie im Sinne habe, mag gleich von vornherein hervorgehoben werden; so bedeutend sie sich mir auch anfangs in den Weg stellten, so wenig mögen sie Andere vielleicht aufhalten — das ist ja lediglich Sache des Geschickes und der Routine. Ich meine mehr die Hindernisse, welche sich bei der Interpretation des Gesehenen, der Zurückführung der neuen, fremdartigen Formen auf schon bekannte ergeben, von deren Gelingen es ja allein abhängt, ob eine Erklärung des zu erforschenden Objectes, ein Verständniss desselben im Sinne unserer Morphologie, gewonnen, oder ob bloss unverstandene Thatsachen als kaum verwendbares Rohmaterial aufgestapelt

wird. Ich habe das Problem im ersteren Sinne zu lösen mir redliche Mühe gegeben; wenn ich trotzdem eine Reihe von Punkten späteren Forschern zur Aufklärung noch überlassen muss, so bitte ich zu bedenken, wie selten eine wissenschaftliche Untersuchung restlos aufgegangen ist.

Wenn ich übrigens von Heteropodenaugen rede, so meine ich damit fast ausschliesslich das Auge von *Pterotrachea coronata*, das mir Modell dazu stehen musste. So gerne ich auch noch andere Gattungen der Gruppe eingehender geprüft hätte, um die Variationen, welche der so ganz eigenthümliche Typus des Sehorgans bei ihnen erfahren mag, näher festzustellen, so wenig erwies sich dies als für mich durchführbar. Ich habe wohl eine Anzahl von Präparaten von mässig erhaltenen Augen der viel kleineren *Pt. mutica* angefertigt und untersucht, ich habe aber bei dieser keine Abweichungen gefunden, die mich hätten ermuthigen können, die viel schwierigere technische Bewältigung des Objectes besonders anzustreben. Anders steht es mit *Carinaria*, von deren grossen Augen mir von der Zoologischen Station, der ich mich für die Zusendung des grössten Theiles des benutzten Materiales überhaupt zu Danke verpflichtet fühle, eine ziemliche Anzahl von Exemplaren zugestellt wurden. Hier habe ich wenigstens einsehen können, dass die bei *Pt. coronata* gefundenen Verhältnisse dafür nicht als maassgebend zu betrachten sind; bei dem trotz aller auf die Conservirung verwandten Sorgfalt doch recht unbefriedigenden Zustand meines Materiales, an welchem namentlich die Augenblase in fast unentwirrbarer Weise geschrumpft und gefaltet war, ist das Alles, was ich vorläufig darüber zu sagen wage. Trotz dieser Einschränkung auf eine einzelne Form, von der es nicht möglich ist zu behaupten, dass sie für die in Betracht kommenden Verhältnisse als unbedingt typisch anzusehen sei, glaube ich doch die Resultate zur Publication hinlänglich reif; ich halte es noch immer für besser, einen einzelnen Repräsentanten für derartige Fragen mit leidlicher Gründlichkeit, als eine ganze Reihe nur oberflächlich zu kennen.

Die eigentlichen dioptrischen Theile des Auges (Cornea, Linse etc.) und ihre unmittelbare Umgebung finden in diesem Aufsatze keine eingehendere Besprechung; eine allerdings nicht eingehender durchgeführte Prüfung derselben hat nichts ergeben, was in nennenswerther Weise über das schon durch meine Vorgänger (besonders Hensen) bekannt gewordene hinausgeführt hätte. Das bedarf demnach keiner besonderen Rechtfertigung. Eher, dass ich hier auch die Beziehungen des Auges in toto zu seiner Umgebung ignorire. Hier scheinen mir in der That noch einige nicht als relativ gleichgültig zu betrachtende Fragen der definitiven Lösung zu harren, besonders hinsichtlich der Muskeln des Auges. Ich konnte mich aber um so weniger

entschliessen, solche Fragen an conservirtem, d. h. getrübtem, geschrumpftem und fest gewordenem Material in Angriff zu nehmen, als an frischen Augen vorgenommene Studien wahrscheinlicherweise fast mit einem Blicke mehr, und vor Allem sicherere Resultate liefern müssen, als die zeitraubende und mühsame Präparation in unserm Falle, wo allen möglichen Fehlern und Irrthümern Thür und Thor geöffnet wäre.

Hinsichtlich der Conservirung meines Untersuchungsmateriales habe ich allein von der Kleinenberg'schen Pikrin-Schwefelsäure-Mischung zufriedenstellende Erfolge zu verzeichnen. Lange habe ich mich vergeblich abgequält an Augen, die in dem Gemenge von Pikrin-Schwefelsäure mit Sublimat gehärtet waren, das sich mir bei der Untersuchung der Cephalopodenretina so nützlich erwiesen hatte, hier aber mich im Stiche liess. Dass ich es nicht eher auf erstere Weise versuchte, dürfte wohl auf einen s. Z. von mir in Neapel begangenen Fehler in der Anwendung zurückzuführen sein, der zu einem völligen Fiasco geführt hatte. Aber auch die Anwendung dieses Erhärtungsmittels mit nachfolgender Extraction durch Alkohol führt einige Inconvenienzen nach sich, die je nach dem Grade der Einwirkung zu verschieden aussehenden Resultaten führen. Die dadurch verursachten Gerinnungsvorgänge in den Einzelbestandtheilen des Auges ziehen Schrumpfungen und dadurch Volumsverringerungen nach sich, welche die einzelnen Theile in ungleichem Maasse betreffen. Die nothwendige Folge davon sind Störungen grössern oder geringern Umfangs in der relativen Lagerung der einzelnen Theile gegen einander, gelegentlich auch Trennungen der Continuität; beide als solche künstliche, in frischem Zustande nicht vorhandene Alterationen zu erkennen, und damit ihren Einfluss auf das Urtheil zu eliminiren, dazu ist ein Ueberblick über eine grosse Reihe von Einzelfällen mit ihren mannigfaltigen Abstufungen erforderlich.

Das Pigment, über dessen eigenthümliche Vertheilung im Auge nachher kurz berichtet werden soll, ist im Ganzen weniger störend als in den meisten anderen Augen, da es hier nirgends in besonders massiger Weise aufgehäuft ist; namentlich nicht da, wo die Eigenartigkeit des Heteropodenauges am meisten ihren Ausdruck findet. Seine nichtsdestoweniger wünschenswerthe Entfernung, resp. Zerstörung (durch Auslaugen mit Mineralsäuren) stösst aber hier auf mehr Schwierigkeiten als bei den Cephalopoden, wo sie, nach der von mir früher angegebenen Methode, äusserst leicht gelingt, ohne die Structur der Gewebe und die relativen Beziehungen derselben zu einander irgendwie zu gefährden. Man muss hier die Salzsäure, die ich noch immer mit besonderer Vorliebe hiefür verwende, in stärkerem Maasse, und vor Allem auch länger als dort zur Anwendung bringen, um eine nennenswerthe Lichtung des Pig-

mentes zu erhalten, hat sich dabei aber natürlich sehr zu hüten, dass die Einwirkung derselben auf die zelligen Elemente des Auges den Vortheil der Pigmentzerstörung nicht durch einen schwerer wiegenden Nachtheil auf einer andern Seite mehr als compensire. — Für zweierlei bestimmte Zwecke empfiehlt sich aber gerade eine relativ starke Einwirkung der Entfärbungsflüssigkeit; nämlich einmal zur Isolirung der Membrana limitans, und zweitens zur deutlicheren Erkennung der Art und Weise der Verbindung der Nervenfaser mit der Retinazelle. Legt man nämlich mit überschüssiger Säure entfärbte Augen in schwachen Alkohol (von ca. 50 %), um behufs nachheriger Durchfärbung die Säure auszuwaschen, so tritt nach kurzer Zeit (in um so kürzerer, je intensiver die Säure eingewirkt hat), oft schon nach 20—30 Minuten, eine ganz eigenthümliche Quellung sowohl des Glaskörpers wie der Linse ein. Dieselben treten nämlich unter fortdauernder Volumsvergrösserung immer mehr und mehr aus dem Auge heraus, das (bei mir wenigstens) bei der Freilegung immer seine Cornea eingebüsst hatte, und die freien Ränder des Augenbechers rollen sich mehr oder weniger nach aussen und hinten um. Ist die Quellung intensiv genug gewesen, so gelingt es meist ohne besondere Schwierigkeit, den Augeninhalt aus dem Becher in toto herauszuziehen, und an ihm bleibt häufig die an der Quellung selbst sich nicht betheiligende Membrana limitans hängen, so dass sie — mit einigem Geschick und Glück — fast unversehrt abgetrennt und für sich auf den Objektträger übergeführt werden kann, was auf dem Wege der gewöhnlichen Präparation aus dem Auge heraus ein wohl schwer zu leistendes Kunststück sein möchte.

Aber auch die zelligen Bestandtheile des Auges haben eine Einwirkung durch diese Behandlungsweise erfahren, die sich freilich nicht durch eigentliche Quellung und Volumszunahme äussert. Die Zellen selbst werden nämlich viel klarer und durchsichtiger, ohne dabei hinsichtlich der Schärfe ihren Conturen, die im Gegentheil um so prägnanter hervortreten, etwas einzubüssen. Sie sehen, nachdem die Proceduren der Färbung, Einbettung und des Schneidens mit ihnen vorgenommen, und sie, wie ich meistens thue, in Ricinusöl eingelegt sind, fast wie Harzpräparate aus, so transparent werden sie, aber in der Schärfe der Umrisse sind sie jenen weit überlegen. An solchen habe ich Dinge gesehen, die ich an anders behandelten lange und vergeblich suchte. Auch die Stäbchen, beiläufig bemerkt, treten ungewöhnlich plastisch und kräftig hervor, da sie augenscheinlich der Säure gegenüber relativ sehr resistent sind.

Dies dürfte genügen, um dem Nachuntersucher in technischer Beziehung wenigstens die ersten Wege zu ebnen.

Ich darf wohl hier eine kurze, von einigen kritischen Randglossen begleitete Uebersicht der bisherigen Literatur über das Auge der Heteropoden, soweit sie mir wenigstens bekannt und zugänglich gewesen ist, folgen lassen; in der systematischen Literatur enthaltene Notizen, die nicht auf die innere Structur des Sehorgans Bezug haben, werden hier nicht zu berücksichtigen sein.

Ueber die bekannte allenthalben citirte Notiz von A. Krohn*) kann ich hier rasch hinweggehen, da sie nur die äussere Form des Auges, der brechenden Medien und die Vertheilung des Pigmentes behandelt. Später**) lieferte er noch einen Nachtrag dazu, indem er vom Hinterrande des Auges ausgehende Fasern erwähnt, welche der „äussern Retinaschicht" entsprechen; die innere Schicht derselben besteht nach ihm aus „dicht neben einander und aufrecht gegen den Glaskörper gestellten Fasern". Krohn dürfte wohl unzweifelhaft hier die Retinazellen in ihren beiden Hauptabschnitten, von denen wir später zu sprechen haben werden, erkannt haben.

Auch bei der für die Morphologie der Weichthiere so bedeutungsvollen Arbeit von Huxley***), die man häufig gelegentlich unseres Objectes citirt findet, brauchen wir hier nicht länger zu verweilen, da auch sie sich ausschliesslich mit der äussern Augenform beschäftigt, und daneben nur noch der Musculatur desselben einige Beachtung schenkt.

Weit eingehender als diese beiden Autoren hat sich dann R. Leuckart†) mit den Augen einer Anzahl von Heteropoden befasst; sehr ausführlich beschreibt er ihre äussere Form und Lage, ihre Musculatur und ihre Structur. Durch Abbildungen, die freilich nur nach geringen Vergrösserungen entworfen sind, werden die Formen der Augen erläutert, leider aber nicht ihr innerer Bau, was ich um so mehr bedaure, als mir der Text allein nicht immer genügende Anhaltspunkte für eine sichere Vergleichung seiner Resultate mit den späteren, auch den meinigen, bietet.

Auch hier wollen wir dem Autor in die Darstellung, die er von der Lage und Form des Auges, seiner Befestigung durch Muskeln etc. giebt, nicht folgen. Nur hinsichtlich der Grösse des Sehorgans (l. c. pag. 29), namentlich von der auch meinen Untersuchungen zu Grunde liegenden *Pt. coronata* möchte ich bemerken, dass ich, trotz

---

*) A. Krohn, Fernerer Beitrag zur Kenntniss des Schneckenauges in: Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839 p. 332 Taf. X Fig. 6—8.

**) Nachtrag zur Notiz über die Augen einer fälschlich für eine *Phyllodocee* gehaltenen, zur Gattung *Alciope* gehörenden Annelide, in: Froriep's Neue Notizen etc. XXV 1843 pag. 41.

***) Th. H. Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca etc., in: Phil. Trans. Vol. 143 Pt. 1 1853 p. 29—65 Taf. II—IV.

†) R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. III. Giessen 1854 pag. 27—34.

meines nicht geringen Materiales, doch kein einziges Auge von der nach Leuckart bis zu $2^1/_2'''$ betragenden Länge zu Gesicht bekommen habe. — Leuckart unterscheidet eine vorn deutlich, nach hinten aber immer weniger deutlich aus Zellen sich zusammensetzende Sclerotica, welche sich nach vorn in die Cornea fortsetzt; von ihr wird umschlossen die Linse, die in frischem Zustande structurlos ist, in gehärtetem aber leicht in kleine unregelmässige Häufchen zerbröckelt, welche dann mitunter ein kernartiges Gebilde zu umschliessen scheinen (pag. 31); eine Hülle oder Kapsel fehlt ihr. — Des schon von Krohn erwähnten meniscusartig geformten, zwischen Cornea und Linse gelegenen, im Gegensatz zum structurlosen Glaskörper aus einer Anhäufung von Zellen bestehenden „Sammelkörpers", welchen Leuckart bei *Firoloides* als besonders entwickelt und consistent beschreibt, gedenke ich hier nur beiläufig, um die Aufmerksamkeit späterer Forscher darauf zu lenken; ein Attribut des Heteropodenauges im Allgemeinen ist er nicht, denn er fehlt bei *Pterotrachea*.

Die auf die Sclerotica nach innen folgenden Pigmentzellen sollen nach Leuckart eine doppelte Lage bilden, von denen der äussern eine grössere Ausdehnung zukomme. Dass diese von hellen Lücken unterbrochene Pigmentregion als Chorioidea bezeichnet wird, ist dem Sprachgebrauch jener Zeit gemäss.

Die Leuckart'sche Darstellung des Baues der Retina bietet dem Verständniss die meisten Schwierigkeiten. Sie besteht aus dem mit dem Nervus opticus in continuirlicher Verbindung stehenden, schon als intraocular zu bezeichnenden Ganglion opticum von leistenförmiger Gestalt (l. c. pag. 33), dessen Faserzüge in der Querachse des Auges liegen, aber auf der vordern Ganglionfläche fast rechtwinkelig umbiegen, um untermischt mit einer feinkörnigen Substanz im Augengrunde eine Schicht senkrecht stehender faseriger Elemente zu bilden. Dieser äussern Faserschicht, deren Elemente dünn und blass sein sollen, fügt sich noch eine zweite innere an, deren Bestandtheile dicker und schärfer conturirt auftreten, so dass sie Leuckart nur mit den Stäbchen in den Augen höherer Thiere vergleichen kann. „Dass diese Stäbchen nach innen auf der Faserschicht aufsitzen, darüber kann kein Zweifel sein. Auch davon glaube ich mich mit Bestimmtheit überzeugt zu haben, dass ihre peripherischen Enden mit den blassen Sehnervenfasern zusammenhängen. Die letzteren erweitern sich ein wenig, und gehen dann unmittelbar, mit einer Art Quergliederung, in die Stäbchen über. Die Stäbchen stehen senkrecht wie die Fasern der Retina, sind aber durch eingelagerte braune Pigmentzellen von einander geschieden. Ihre freien Enden sind dem Glaskörper zugekehrt. Die Stäbchen, die in die optische Achse des Auges fallen, sind die kürzesten. Sie messen etwa $^1/_{50}'''$. Mit der Annäherung an die

Ränder des Augengrundes wächst die Länge der Stäbchen, und an den Seiten desselben sehe ich faserförmige Stäbchen von 1/6''', die eine Strecke weit parallel der Wandung emporsteigen und sodann nach innen in den Glaskörper sich hineinkrümmen etc." (l. c. pag. 33).

Ich habe die wichtigsten Stellen über den Bau der Retina hier wörtlich wiedergegeben, um dem Leser die Möglichkeit zu verschaffen, sie mit meiner eigenen späteren Darstellung zu vergleichen. Ich gestehe, dass ich nicht im Stande bin, die Leuckart'schen Angaben auf meine eigenen zurückzuführen; sicher scheint mir nur zu sein, dass das, was er als „Stäbchen" bezeichnet, mit den weiter unten beschriebenen nichts zu thun hat; ganz abgesehen von allen übrigen Differenzen würde schon der Umstand, dass sie in der Augenaxe am kürzesten, in der Peripherie aber um ca. das sechsfache länger sein sollen, bei dem gerade umgekehrten Sachverhalt nach meinen eigenen Untersuchungen dem widersprechen.

Kaum minder eingehend als Leuckart hat sich Gegenbaur*) die Erforschung des Auges der Heteropoden angelegen sein lassen, und er beschreibt die äussere Form desselben, seine Lagenverhältnisse, Musculatur etc. ebenso detaillirt, wie seinen inneren Bau. Für unsern vorliegenden Zweck ist es überflüssig, hier auf den Bau des Auges von *Atlanta* und *Carinaria* einzugehen, die unserer eigenen Darstellung fern bleiben müssen; es mag nur darauf hingewiesen werden, dass Gegenbaur bei der erstgenannten Gattung eine Retina vermisst, dafür aber ein Aequivalent in der sog. Nervenhaut (der Kielleiste) gefunden haben will, wobei freilich die Lagerung der letzteren hinter dem Pigment ihm Schwierigkeiten bereitet. Diese Schwierigkeiten sucht er durch Annahme einer Oeffnung in der Pigmenthaut, durch welche das Licht Zutritt zu den lichtempfindenden Elementen finden sollte, zu umgehen. Ueber die noch complicirtere Verhältnisse voraussetzenden Angaben bezüglich des Auges von *Carinaria* muss ich aber auf das Original selbst hinweisen. — Bei den Pterotracheen, deren Darstellung uns hier am meisten interessirt, hat Gegenbaur ebenfalls wie Krohn und Leuckart einen vor der Linse gelegenen festeren Körper von Meniscus-Form gefunden, aber nur bei *Pt. hippocampus* und *Firoloides*; nähere Angaben über seinen Bau fehlen indessen. Bei *Pt. coronata*, *scutata* und *Friderici* soll die Linse mit ihrem vorderen Abschnitt die von der Cornea auf ihrer Innenseite gebildete Concavität direct ausfüllen. Für die erste der genannten Arten steht diese Darstellung

---

*) C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. pag. 108 (*Atlanta*), 137 (*Carinaria*), 163 (*Pterotrachea*), 199 (Resumé).

im Widerspruch mit meinen eigenen Befunden, wonach zwischen Linse und Cornea noch ein beträchtlicher, im frischen Zustande wahrscheinlich mit wässeriger Flüssigkeit erfüllter Raum existirt. — Die sog. Sclerotica sowohl wie die in sie continuirlich übergehende Cornea findet Gegenbaur im Gegensatz zu Leuckart ohne Andeutung einer zelligen Zusammensetzung, als eine derbe glashelle Membran, die vom Cornea-Rande ab nach hinten sich gestreift, selbst deutlich gefasert zeigt. Ueber die Linse, das Pigmentepithel mit den grossen Lücken darin, sowie über den Glaskörper liegen keine besonders erwähnenswerthen Angaben vor.

Dagegen hat Gegenbaur über den nervösen Apparat eingehendere Studien gemacht, die wir hier nicht übergehen dürfen. Nach der Erwähnung des leistenförmigen Ganglions, in welches der Nervus opticus einmündet, und welches „die Pigmenthaut umfasst“ (l. c. pag. 166), führt er innerhalb der Pigmenthülle gelegene „stäbchenähnliche Gebilde“ auf, „deren Achse stets senkrecht auf das dahinter liegende Ganglion steht. — — Ihre Hülle ist hell und zart und umschliesst einen hellen homogenen Inhalt, der mit dem Nerveninhalte bei höhern Thieren mehr als eine Eigenschaft gemein zu haben scheint. Kerngebilde wurden nicht an ihnen wahrgenommen. — — In bestimmterer Weise lässt sich eine andere Art von Stäbchen studiren, die mit den Pigmentzellen der sog. Chorioidea in einem innigen Zusammenhange stehen. Am deutlichsten finden sie sich gleichfalls am hintern Augenrande und vor der vorerwähnten Stäbchenschichte, die sie auf diese Weise von der Pigmentschichte abscheiden. — — Sie stellen so gerade, oft auch leicht gekrümmte, dicht neben einander gereihte Cylinder vor, die sich genau senkrecht auf die Pigmentschicht richten. Kerne sind mir nicht deutlich geworden, dagegen kommen an diesen Cylindern 3—4 dunkle, in die dünne Hülle eingelagerte Körner vor, die vielleicht als Reste von Kernen anzusehen sind. Das Auffallendste dieser Schichte ist ihr Verhalten zur Pigmentschichte. Sobald man nämlich einzelne Stücke dieser Schichte lospräparirt, so — — sieht man, wie genau an dem Ende eines jeden der Stäbchen ein Pigmenthäufchen sitzt, und wenn man gerade eine Gruppe — — zur Anschauung bekommt, so wiederholt sich bei der Ansicht von der einen Fläche genau das Bild der mosaikartig an einander gelagerten Pigmentzellen. Dass das Pigment nicht in zufällig den Stäbchen ansitzenden Zellen sich findet, sondern dass die fraglichen Stäbchen selbst das Pigment bergen, wenn auch nur an einer sehr beschränkten Stelle, dieses wird nach wenigen Beobachtungen leicht zur Genüge festgestellt. Nach vorn zu werden diese Pigmentstäbchen allmählig kürzer, und in der Nähe der Pigmentzellen sind es wieder platte Zellen, in denen das Pigment eingeschlossen ist.“

Ueberblicken wir die hier wörtlich, mit nur ganz unwesentlichen Auslassungen wiedergegebenen Ansichten Gegenbaur's über die Structur der empfindenden Region, so scheint mir soviel daraus hervorzugehen, dass auch ihm die eigentlichen Stäbchen unbekannt geblieben sind. Ob er mit der ersten von ihm als Stäbchen bezeichneten Form die kerntragenden Abschnitte der Retinazellen gesehen hat, wage ich weder zu bejahen noch zu verneinen; seine Schilderung selbst spricht eher dagegen, seine Abbildung (l. c. Taf. VII, Fig. 5) sicher nicht dafür. In der zweiten Stäbchenform hingegen glaube ich das wiederzuerkennen, was ich als Sockel der Stäbchen zu bezeichnen haben werde.

Auch W. Keferstein*) hat sich gelegentlich mit dem Heteropodenauge beschäftigt, doch sind seine Beiträge zur Kenntniss desselben ziemlich geringfügig. Im Ganzen verhält er sich mehr als Referent über die Arbeiten seiner Vorgänger, wie es für den Character des Werkes, in welchem er seine Untersuchungen niederlegte, begreiflich ist, und scheint nur flüchtig (an *Firoloides* hauptsächlich) ihre Angaben einer Prüfung unterzogen zu haben, und auch das nur, soweit es ohne Zerlegung des Auges, bei Betrachtung desselben in toto, möglich war. Ich halte eine eingehendere Besprechung deshalb hier nicht für nöthig. Nur die eine Bemerkung am Schlusse seiner Beschreibung möchte ich hier erwähnen, nämlich dass alle wesentlichen Theile des Wirbelthierauges im Heteropodenauge sich finden sollen (l. c. pag. 826), eine Ansicht, die schon damals schwerlich gutgeheissen werden konnte.

Von den bisher erwähnten Autoren haben, mit einziger Ausnahme von A. Krohn, alle des Auges der Heteropoden nur insofern gedacht, als ihnen dasselbe bei der Untersuchung der Gesammtorganisation dieser Thiere als integrirender Bestandtheil des Thierkörpers sich darbot. So hoch wir im Allgemeinen die Arbeiten jener Forscher für die Kenntniss der Organisation der Kielfüsser auch anzuschlagen haben, so dürfen wir doch wohl der Ansicht Ausdruck geben, dass das Sehorgan in solchen allgemeinen Darstellungen nur selten zu seinem Rechte kommt, weil bei der Ueberfülle zu lösender Fragen derartige ganz specielle leicht in den Hintergrund gedrängt werden.

Anders sieht es mit dem nächsten Autor aus, mit V. Hensen**), dessen Untersuchung des Heteropodenauges weitaus die eingehendste und beste ist, über die wir z. Z. verfügen. Sie erstreckt sich ebensowohl auf die allgemeinen Verhältnisse der

*) Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. III. 2. 1862—66 p. 824 Taf. LXIX Fig. 3.

**) V. Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. 1865 pag. 155 (Heteropoden: pag. 211—217, Taf. XX, XXI Fig. 85—92).

Form, der Musculatur, der Lage etc., wie auf die speciellsten Einzelheiten des innern Baues seiner Componenten und Regionen. Eine eingehende Analyse, wie ich sie von den frühern Autoren wenigstens für die hier am meisten in Betracht kommenden Abschnitte ihrer Schilderungen des Baues gegeben habe, soll hier noch nicht erfolgen: ich bin ohnehin genöthigt, auf Hensen Schritt für Schritt wieder im Einzelnen zurückzukommen, wenn ich meine eigenen Resultate vorlege, und darf deshalb schon hier im Voraus auf jene Gegenüberstellung hinweisen. — Ich bin zwar auch in dieser Arbeit in der Lage, gegen eine Reihe von Angaben Hensen's Widerspruch erheben zu müssen, da sein wohl nur mittelmässig erhaltenes Untersuchungsmaterial eine Reihe von Structureigenthümlichkeiten nicht gewahren liess, welche unsere jetzigen Hülfsmittel uns mit voller Sicherheit zu demonstriren erlauben. So hat z. B. — um nur Eines hervorzuheben — auch Hensen die wahren Stäbchen, die voraussichtlich in seinen Objecten zerstört oder doch unkenntlich geworden waren, nicht gesehen; was er dafür hält, gehört, ebenso wie es wohl bei Leuckart und Gegenbaur der Fall war, zu einem ganz andern Abschnitt der Retinazellen. Doch behalte ich mir, wie gesagt, ein näheres Eingehen auf alle die Einzelheiten sowohl meiner Zustimmung wie meines Einspruchs auf die speciellen Fälle vor; es wird sich dort am besten herausstellen, wie eindringend Hensen ein relativ sprödes und undankbares Material auszunutzen verstand, und wie hoch seine Arbeit über die seiner Vorgänger hervorragt.

In dem citirten Aufsatze Hensen's treten die vergleichenden Momente hinsichtlich der Beziehungen des Heteropodenauges zu denen der Cephalopoden und der Gasteropoden i. e. S. vor der eigentlich anatomischen Darstellung etwas in den Hintergrund, ohne indessen völlig zu fehlen. In einem späteren, der Schilderung eines höher entwickelten Typus des Gasteropodenauges gewidmeten Artikel*) führt er seine Ansichten über die zwischen jenen Augenformen bestehenden Homologieen ausführlich vor.

Die letzte hier zu erwähnende Arbeit über unseren Gegenstand ist der bekannte Aufsatz von M. Schultze**), mit dem ich mich schon in der ersten dieser Abhandlungen eingehender zu beschäftigen hatte. Das ganze Auge, oder auch nur die Retina im Ganzen zu behandeln, lag wohl ausserhalb der Absichten des Verfassers; seine Untersuchungen beschränken sich fast ausschliesslich auf die Stäbchen und ihre nächsten Annexe. Das Verdienst der Untersuchung, um es kurz auszudrücken,

*) V. Hensen, Ueber den Bau des Schneckenauges und über die Entwickelung der Augentheile in der Thierreihe in: M. Schulze's Arch. f. mikr. Anat. Vol. II 1866 pag. 399—429.

**) M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden in: Arch. f. mikr. Anat. Vol. V 1869 pag. 1 (für die Heteropoden pag. 18—22 Taf. II).

besteht einfach darin, dass M. Schultze der Erste ist, welcher wirklich die Stäbchen unzweifelhaft gesehen hat; und zwar ist er der Erste, ohne es zu wissen oder zu ahnen. Ferner hat er die Plättchenstructur der Stäbchen, ebenso wie bei den Cephalopoden, im Einzelnen beschrieben. Das ist aber auch Alles, denn was er sonst über das speciellere Verhalten der Stäbchen, wie der „Stäbchenfasern" zu ihnen mittheilt, beweist nur, wie ihn die so überschwänglich gepriesene Methode der Beschränkung der Untersuchung auf frisches Material im Stiche gelassen und in ein wahres Gewebe irriger Ansichten verflochten hat. Auch darauf wird erst später ausführlicher eingegangen werden können.

Damit habe ich die Uebersicht der früheren selbständigen Untersuchungen über das Heteropodenauge, wenigstens soweit ich von ihnen Kunde erhalten habe, erschöpft. Auf den angeführten Arbeiten fussen auch die zusammenfassenden Darstellungen in Sammelwerken, von denen ich hier nur auf das von Graefe und Sämisch herausgegebene „Handbuch der gesammten Augenheilkunde", in welchem R. Leuckart*) die Organologie des Auges bearbeitet hat; auf H. Milne Edwards „Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc." **), auf J. Chatin „Organes des Sens dans la série animale" ***); endlich auf das kürzlich erschienene Werk von J. Carrière, „Die Sehorgane der Thiere" †) hinweisen möchte. In allen den genannten Werken fällt der unverhältnissmässig geringe Raum auf, welcher dem Heteropodenauge im Verhältniss zu anderen Augen zugetheilt ist; am eclatantesten ist dies bei Carrière, wo dem Gasteropodenauge mehr Seiten (21) als dem Heteropodenauge Zeilen (18) gewidmet sind. Chatin erklärt unser Auge für „infiniment plus simple que celui des Gastéropodes" — gewiss hat er nicht nur keine selbständige Bekanntschaft mit dem Organ gemacht, sondern er scheint auch der Literatur darüber fremd geblieben zu sein — obgleich er reichlich citirt, sogar Autoren, die nicht darüber geschrieben haben.

In der nun folgenden Darlegung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse werde ich nun den Nachweis zu führen haben, dass das Heteropodenauge als eines der seltsamsten und eigenartigsten Organe seiner Categorie in der ganzen Thierreihe dasteht, und durch seine in mehr als einer Hinsicht ganz exceptionelle Stellung eine solche aphoristische Behandlungsweise nicht verdient.

---

*) l. c. Bd. II Cap. VII, pag. 145—301 (Heteropoden pag. 288).

**) l. c. Vol. XII 1876—77 pag. 231.

***) Paris 1880 pag. 637—39.

†) München und Leipzig 1885 pag. 21.

1. Allgemeine Uebersicht des Baues.

Die Form- und Grössenverhältnisse des Heteropodenauges, speciell desjenigen der *Pterotrachea coronata,* können wir mit wenigen Worten behandeln. Unter den verschieden, immer aber eigenthümlich gestalteten Augen der bekannten Heteropoden nehmen die der genannten Form in sofern eine vermittelnde Stellung ein, als die Abweichungen von der typischen Augengestalt, der Kugel oder dem Sphäroid, hier nicht jenen extremen Grad erreichen, wie bei vielen andern. Will man seine Gestalt als eine im Ganzen cylindrische bezeichnen, so wäre hinzuzufügen, dass diese Bezeichnung nur in sofern Berechtigung hat, als sie den Antheil der mittleren, den Glaskörper umschliessenden Region an der Gesammtform, der hier sich mehr geltend macht, als bei den Verwandten, mehr in den Vordergrund treten lässt. Diesem übrigens nach hinten keilförmig comprimirten Cylinder sitzt nach vorn ein durch die Cornea (*Co,* Fig. 1, Taf. I) gebildetes, den Cylinder selbst an Durchmesser übertreffendes und ellipsoidisch gestaltetes; nach hinten aber ein etwa mit einem verbogenen Kahn, der einen stark hervortretenden Kiel (*Ca,* Fig. 1—3) trägt, vergleichbares Stück an; des letzteren wichtigster Bestandtheil ist die Retina. Am Kiele inserirt sich der Nervus opticus (*N. op.* Fig. 1—3).

Den von mir in den Fig. 1—3 gegebenen Abbildungen liegen linke Augen zu Grunde. Dieselben konnten nicht in völlig unverletztem Zustande wiedergegeben werden, da bei der Präparation immer die Cornea einriss; in Fig. 1 ist der Umfang derselben, wie er sich vor der Isolation aus der umschliessenden Gallerte etwa erkennen lässt, durch die Umrisslinie (*Co*) angedeutet; die nach der Freilegung noch erhaltenen zipfelförmigen Ueberreste derselben sind mit *Co'* bezeichnet. — Wenn ich die Fig. 1 als Dorsal-, Fig. 2 als Ventral- und Fig 3 als (äussere) Lateral-Ansicht bezeichne, so darf ich das wohl für das isolirte Auge; für das Organ in situ würden jene Bezeichnungen in sofern nicht völlig zutreffen, als die Axe desselben nicht ganz parallel mit der Körperaxe verläuft und ebensowenig die Ebene, in welche der Kiel etwa fällt, mit der horizontalen Schnittebene des Thieres zusammentrifft. Doch ist dies für uns Nebensache; jene Bezeichnungsweise erklärt völlig verständlich, was damit gemeint ist, und das mag zu ihrer Rechtfertigung genügen.

Diese Abbildungen sind nur nach schwachen Vergrösserungen, sowie nach Exemplaren mittlerer Grösse gezeichnet; die Länge der Augen, exclusive Cornea,

betrug bei dem Durchschnitt meines Untersuchungsmateriales ca. 2—2,5 mm, selten darüber, blieb also um ein Namhaftes hinter den von Leuckart (s. ob.) dafür angegebenen Dimensionen zurück. Auf eine specielle Beschreibung derselben einzugehen, halte ich, da die frühern Darstellungen eingehend genug sind, hier für überflüssig: nur über die eigenthümliche Pigmentvertheilung dürften einige Bemerkungen am Platze sein, obschon auch diese, namentlich durch Hensen, schon ausführlich beschrieben wurde. Dieselbe hilft nämlich nicht unwesentlich zur Erleichterung der Orientirung am Auge, wie eine Vergleichung der Fig. 4 (Taf. I) mit den ersten drei Zeichnungen zur Genüge darthut. Bei dieser Abbildung, welche einem Schnitt in der Ebene des Papiers durch Fig. 3 entsprechen würde, ist fast der gesammte Glaskörper (*G. K.*), sowie der hintere Rand der Linse (*L.*) nebst ihrer unmittelbaren Umgebung noch dargestellt, so dass die wesentlichen Theile alle ausser der Cornea noch in ihren topographischen Verhältnissen übersehen werden können. Die in der Fig. 4 am rechten, mit *D* bezeichneten Rande vom Schnitte getroffenen Theile entsprechen der Ansicht in Fig. 1, sind also dorsal; umgekehrt die des linken Randes (*V*) der Fig. 2, der Ansicht von der Unterseite. Die Buchstaben *a—c* correspondiren in allen vier Figuren in der Art, dass sie immer dieselben Dinge bezeichnen; die dorsal auftretenden sind aber durch einen Index (*a'—c'*) von den ventral auftretenden (*a—c*) unterschieden.

Für die erste Orientirung über die Lage eines isolirten Auges war mir häufig ein Muskel nützlich, der einzige, der mit einer gewissen Regelmässigkeit mit seiner Insertionshälfte am Auge selbst sich zu erhalten pflegte. Es ist ein kleiner dorsaler Retractor (*M. retr.* Fig. 1, 3, 4), dessen Lage aus den Abbildungen ersehen werden mag.

Der mittlere Abschnitt des Auges, der Theil, welcher hauptsächlich vom Glaskörper erfüllt wird, ist es besonders, welcher durch die seltsame Abwechselung pigmentirter und pigmentfreier Stellen auffällt. Von der scharf markirten Ringlinie an, welche die Abgrenzung der Cornea von der früher als Sclerotica bezeichneten umhüllenden Membran des Auges bildet, nach hinten ist die Augenwandung auf ihrer Innenseite mit bald dichter bald sparsamer angehäuftem Pigment imprägnirt; nur in einem nicht völlig geschlossenen Ring von sehr wechselnder Breite an verschiedenen Stellen, dem sog. „Fenster“, fehlt es vollständig. Dieses Fenster beginnt (Fig. 1) auf der Dorsalseite des Augenmantels ungefähr da, wo der Schnabel des Kiels sich schräg gegen diesen Mantel zurückkrümmt; seine vordere Begrenzung bildet gleich einen mächtigen Bogen nach vorn (*a*, *a'*), so dass sie in der Mittellinie der dorsalen Augenfläche fast an die Cornea-Einschnürung heranreicht; in ihrem weitern Verlauf gegen

den lateralen Rand zu geht sie wieder weit zurück (Fig. 3), um sich, auf der Unterseite des Auges angekommen, noch einmal bogenförmig, aber nicht so weit wie auf der dorsalen Seite, nach vorn auszubuchten (Fig. 2), bevor sie sich wieder zum Schnabel des Kiels hinwendet. — Einfacher ist die hintere Begrenzung des Fensters (*c*, *c'* Fig. 1—3); sie folgt im Allgemeinen den etwas unregelmässigen Umrissen des kahnförmigen Augengrundes.

Die dorsale Seite des Fensters ist durch eine dunkle, schmale, intensiv pigmentirte Linie, die *Stria opaca* (Hensen) (*b*, *b'*) ausgezeichnet. Sie entspringt in dem Winkel des Fensters unweit des Kielschnabels, läuft in einem mässig nach vorn geschwungenen Bogen gegen den lateralen Rand hin, über den sie noch ein wenig hinüberzugreifen pflegt, um dann frei zu endigen. Dicht hinter ihr, etwa in ihrer Mitte, inserirt sich der oben erwähnte Retractor. — Die Stria bildet an conservirtem Material meist einen etwas leistenartig vorspringenden Rand (Fig. 3, 4, *b'*); es ist aber nicht unmöglich, dass derselbe lediglich als das Resultat eines Schrumpfungsprocesses des Augeninhalts, dem die Hülle an nachgiebigeren Stellen folgt, aufzufassen ist, dessen Veranlassung in den Härtungsproceduren zu suchen wäre. Ob auch die durch etwas stärkere Pigmentirung ausgezeichneten, von der Vereinigungsstelle des Kielschnabels mit der Mantelfläche des Auges ausgehenden, ziemlich radiär über den Mantel ausstrahlenden Falten (Fig. 1, 2) demselben Umstand ihre Entstehung verdanken, wage ich nicht zu entscheiden. Auch über ein nur auf der ventralen Seite beobachtetes Gebilde, eine Art brückenartiger Verbindung von wechselnder Gestalt zwischen dem Schnabel des Kiels und dem Körper des Auges (Fig. 2, bei *) bin ich nicht im Stande zu sagen, ob es als ein natürliches oder als ein Kunstprodukt aufzufassen sei. — Im Uebrigen kommen, bei aller Constanz in der Anordnung im Ganzen, bei den verschiedenen Exemplaren mancherlei kleine Abweichungen hinsichtlich der Configuration und Ausdehnung des Fensters etc. vor, auf die aber einzugehen nicht der Mühe lohnt.

Wie schon Hensen bemerkte, ist die Wandung des Auges an den auch äusserlich sich so verschieden präsentirenden Stellen auch von verschiedener Beschaffenheit. Fig. 4 giebt uns (bei schwacher Vergrösserung) einen Begriff davon, wenigstens soweit es für unsere unmittelbaren Zwecke erforderlich ist. Oberhalb *a* (am linken, ventralen Schnittrand) und *a'* (am rechten dorsalen), also vor dem Fenster, besteht die Augenkapsel aus einer derbfaserigen Membran, auf welcher innen die ganz niedrigen schwarz pigmentirten Epithelzellen aufliegen. Diese fibröse Membran, für die nach ihrem Bau also der Ausdruck „Sclerotica“ eine gewisse Berechtigung

hätte, wenn seine Anwendung sich nicht aus allgemeinen Gründen verböte, setzt sich in die Cornea fort, wie das Epithel gleichzeitig auf die Innenseite der letzteren, natürlich unter Verlust des Pigmentes. Von *a* und *a'* ab nach hinten besteht die Augenkapsel aus einer structurlosen Cuticula von mässiger Dicke (*C* der Figuren), auf welcher sparsamere oder gehäufte Kerne äusserlich wahrgenommen werden. Ueber die Beziehungen dieser Cuticula zu der fibrösen Membran, zwischen deren Fasern übrigens Kerne eingestreut liegen, kann ich leider keine Auskunft geben. Die Cuticula selbst umhüllt den Rest des Auges allenthalben gleichmässig, zieht auch über den Kiel (die Carina, *Ca.*) hinweg, und lässt sich noch auf den Opticus verfolgen. Die Epithelzellen, die sie inwendig trägt, sind eine Fortsetzung des erwähnten pigmentirten Plasterepithels aus der Umgebung der Linse, aber sie wandeln ihren Charakter insofern um, als aus ihnen theils pigmentfreie, theils pigmentirte Cylinderepithelien von verschiedener Länge des Zellkörpers werden, von andern Modificationen vorläufig ganz abgesehen. Am vordern Rande des Fensters (bei *a*, *a'*) beginnen niedrige, nach hinten rasch wachsende Epithelzellen ohne Pigment; auf der Dorsalseite zeigt die Stria eine schmale, aber nach innen relativ stark vorspringende Verdickung (Fig. 4, *b'*), aus pigmentirten Zellen gebildet, hinter welcher (zwischen *b'* und *c'*) wieder viel dünnere und pigmentfreie Partieen gelegen sind.

In Fig. 4 sind mit *c* und *c'* diejenigen Punkte bezeichnet, über welche nach vorn hinaus meine eingehendere Schilderung sich nicht erstrecken wird. Die nach hinten darauf folgende, beim ersten Anblick ihrem Wesen nach nicht von den vorderen epithelialen Partieen abweichende Region ist pigmentirt, und zwar vorn stärker als mehr gegen die Retina zu: Hensen hat sie als Costae unterschieden, und trennt eine Costa superior von einer inferior jederseits, wozu mir eigentlich kein genügender Grund vorhanden zu sein scheint. In dieser Region liegen, ausser den langgestreckten Pigmentzellen, noch andere sehr merkwürdige zellige Elemente (*Z*, *Z'*) eingelagert, mit denen wir uns später eingehender zu beschäftigen haben werden; hier sei nur vorläufig bemerkt, dass sie auf der Dorsalseite weit weniger entwickelt sind, als auf der ventralen. — Ueber diese Costalregion hinaus nach hinten verdickt sich die Augenwand ganz bedeutend, plötzlich auf der Dorsalseite, mehr allmählig auf der ventralen (Fig. 4, 5); die Costalzellen der ventralen Seite wachsen nämlich nach hinten gegen die Retina zu nach und nach um etwa das 1½fache ihrer Länge, während umgekehrt die bei *c'* ansehnlich langen dorsalen Costalzellen nach hinten zu sich etwa auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen, wodurch der Uebergang in die Retina ein viel plötzlicherer wird. — Auch dies ist Hensen nicht

entgangen, obgleich seine Zeichnung (l. c. Taf. XXI, Fig. 90) die Uebergänge namentlich der dorsalen Seite weniger scharf und ausgeprägt darstellt, als ich sie immer finde. Der hintere Costalrand bildet auch zugleich die Grenze für den Glaskörper.

In directem Anschluss an die Costalregion folgt die Retina (*R*, Fig. 4) mit ihrem Zubehör verschiedener Art; auf sie passt vorzugsweise oder fast allein der Vergleich mit einem Kahn, dessen Kiel (*Ca*) freilich nicht in der Mittelebene liegt, sondern gegen die Dorsalseite hin verbogen erscheint (Fig. 4, 5). Die Höhlung dieses Kahnes ist aber angefüllt bis zu den Rändern hinauf; theils sind es bestimmte Abschnitte der Retinazellen, die wir, nach Analogie, oder, besser gesagt, Homologie mit der Retina der Cephalopoden als Sockel (*Sck.*) bezeichnen wollen, theils sind es die von diesen gebildeten Stäbchen (*St.*). Ueberdeckt wird die ganze Cavität nebst ihrer Ausfüllung von einem membranösen Gebilde, der Membrana limitans (*Lim.*), die zu Elementen, welche zwischen den Retinazellen eingestreut liegen, in genetischer Beziehung steht. Um, oder correcter zwischen den äussern Enden der Retinazellen ziehen sich die Fasern des Opticus (*N. f.*) nach oben, sogar über die Retina hinaus bis zum Rande (*c*, *c'*) der Costalregion.

Gedenke ich hier noch der unweit der Insertion des Kiels nesterweise eingestreuten Haufen von Ganglienzellen (*Gang.*), so habe ich die wesentlichsten Bestandtheile des Augenhintergrundes aufgeführt; einige mehr untergeordnete, an dem gesammten Aufbau nur in geringfügiger Weise betheiligte können wir füglich noch zurücktreten lassen.

2. Die Retina.

Hinsichtlich der Auffassung der Heteropoden-Retina als Ganzes darf ich wohl die Bemerkung vorausschicken, dass für ihre Beurtheilung für mich die gleichen Gesichtspunkte maassgebend geblieben sind, wie ich sie bisher immer, namentlich auch in der ersten dieser Abhandlungen für die Retina der Cephalopoden vertreten habe. Ich lege also besonderen Nachdruck auf ihren Charakter als Sinnes-Epithel, und scheide das nicht im strengsten Sinne unter diese Rubrik zu bringende von ihr aus.

Im Allgemeinen finden wir die Retinae in Augen mit Bildprojection — Camera-obscura-Augen, wie Carrière sie neuerdings genannt hat — in Gestalt grösserer oder kleinerer Abschnitte von Kugelflächen, auf welche durch die brechenden Medien das Bild wie auf einem Schirm entworfen wird. Legen wir nun durch den Mittelpunkt einer solchen Retina, und senkrecht auf sie, Ebenen, so enthalten diese die optische Hauptaxe; solche Ebenen, in beliebigen Winkeln um die optische Hauptaxe

gedreht, schneiden dann die Fläche der Retina in Kreisabschnitten, deren Krümmung man als die gleiche ansehen kann. Dies gilt natürlich nur für das ideale Schema, dem die Wirklichkeit schwerlich irgendwo völlig entsprechen dürfte.

Sehr auffallend weicht in dieser Beziehung die Retina der Heteropoden, d. h. der Gattung *Pterotrachea*, vom Schema ab, obschon hier kein Zweifel hinsichtlich der Natur ihrer Augen als Camera-obscura-Augen Platz greifen kann. Zunächst überwiegt bei ihr die eine Dimension ihrer Flächenentwickelung die andere in ganz erheblichem Maasse — wie sehr, kann uns ein Blick auf Fig. 6 (Taf. I) lehren, welche die Limitans, die in ihrer ganzen Fläche der Retinaoberfläche conforme Deckplatte derselben, vorstellt. Dieses Uebergewicht der Länge, gemessen in der Richtung des Kiels, über die Breite ist aber bloss eine Seite, und zwar die untergeordnetere; mehr ins Gewicht fallen die fast ebensogrossen Differenzen in den Krümmungen der beiden Dimensionen. Die Krümmung der Retina ihrer Länge nach ist es allein, die man als durch die Bedingungen der Bildprojection auf einen empfindenden Hintergrund veranlasst betrachten darf; diejenige in der Richtung senkrecht auf die Länge, also der Quere nach, steht sicherlich damit in keinem Zusammenhang, da sie für die Aequidistanz der Netzhautelemente vom optischen Mittelpunkte des dioptrischen Systems nicht in Betracht kommt. Von der auffallenden Ungleichheit der Krümmungen der Retina in diesen beiden Richtungen geben die Figuren 1 und 2, verglichen mit Fig. 5 oder 8 einen ungefähren Begriff; in den ersteren ist zwar die Netzhaut nicht als solche angegeben, aber wenn man weiss, dass sie zwischen dem Kiel und der Pigmentzone *c, c'*, beiden nahezu parallel, gelegen ist, so ergiebt sich eine Lage des zu diesem Bogen gehörigen Centrums in einer weit vor der Retina selbst gelegenen Gegend, etwa in der Nähe der hinteren Grenzfläche der Linse. Messen wir aber die Krümmung der Retina auf den Querschnitten der Fig. 4, 5 oder 8, am zweckmässigsten nach der Pigmentzone, so liegt der Krümmungsmittelpunkt etwa in der Ebene der Membrana limitans (*Lim.*). Einer oberflächlichen Schätzung nach (genauere Messungen darüber habe ich nicht angestellt) verhalten sich die beiden Krümmungsradien zu einander etwa wie 1 : 8—10, es ergiebt sich also ein Missverhältniss ganz auffallender Art. Die Retina ist demnach, was ihre Biegung anbelangt, füglich mit einer Rinne zu vergleichen, was in der Thierwelt, soviel mir wenigstens bekannt, kaum ein Analogon finden dürfte. — Diese Krümmungsverhältnisse berühren indessen die Projection von Bildern ausserhalb des Auges gelegener Objecte auf die Retina nicht entfernt so, wie man wohl vermuthen könnte; der Einfluss der Rinnenform ist sogut wie vollständig compensirt durch

den Umstand, dass die Rinne selbst die pereipirenden Elemente enthält, deren Niveau mit den Rändern der Rinne ziemlich eben abschneidet (vgl. die Querschnitte Fig. 4, 5, 8).

Gehen wir nun zur Besprechung des Baues der Retina im Einzelnen über, so wäre die Bemerkung vorauszuschicken, dass meine Abbildungen nur zwei von den drei möglichen Schnittrichtungen darstellen. Die Figuren 5, 8 und 9 stellen die Retina dar auf Längsschnitten durch das Auge, und zwar senkrecht auf der Ebene des Kieles. Längsschnitte parallel der Ebene des Kieles habe ich zwar ebenfalls hergestellt, sie aber zur bildlichen Wiedergabe nicht instructiv genug gefunden. Die ersterwähnten laufen annähernd sagittal; ich werde sie künftig einfach als Querschnitte (sc. durch die Retina) bezeichnen. Nicht minder instructiv als diese sind die Querschnitte durch das Auge im Niveau der Retina; sie laufen im Allgemeinen dem Kiel parallel, und demnach annähernd frontal. Sie werden im Folgenden als Flächenschnitte durch die Retina besprochen werden.

Querschnitte durch die Retina (Fig. 5, 8, 9 Taf. I) zeigen uns, dass dieselbe, und zwar in ihrer ganzen Länge, in zwei durch eine Spalte (*R. Sp.*) getrennte Hälften zerfällt, eine etwas grössere ventrale und eine kleinere dorsale. Die Retinaspalte setzt sich durch die ganze Tiefe der Retina, von der Limitans bis beinahe zur Lage der Opticusfasern, fort; sie theilt also auch die Stäbchen in zwei Gruppen, welche sich verschieden verhalten (Taf. I Fig. 5, *St.*). Die Stäbchen sind nämlich in Reihen gestellt, und es finden sich bei den Pterotracheen sechs solcher Reihen, von denen vier (*1—4* Fig. 5, 8) zur ventralen, zwei (*5, 6*) zur dorsalen Hälfte gehören. Die dorsalen und ventralen Stäbchen unterscheiden sich aber abgesehen von diesen numerischen Verhältnissen auch dadurch von einander, dass sie ihre freien Ränder einander entgegenkehren. So hat diese Retinaspalte also eine gewisse Bedeutung. Ob sie im lebenden Auge freilich als wirkliche Spalte von Dimensionen wie in meinem conservirten Material auftritt, ist eine Frage, die ich wegen einer Reihe von Befunden, wie Fig. 8 bei den Stäbchenreihen *4* und *5*, die bis zur Berührung mit ihren freien Rändern einander angenähert sind (so fand ich es auch immer bei *Pt. mutica*) eher verneinen als bejahen möchte. — Die hier beschriebene Halbirung der Retina erinnert mich unwillkürlich an die schon vor Jahren von mir geschilderte Theilung der Retina im grossen Stemma der Larve von *Acilius sulcatus* *); selbstverständlich handelt es sich hier nur um eine recht oberflächliche Analogie.

---

*) Untersuchungen üb. d. Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879. pag. 32 Taf. I Fig. 4.

Die Retina selbst besteht aus einer einfachen Lage von Retinazellen (*R. Z.* der Figuren) sensorischer Function, zwischen welchen allerdings noch andere Elemente, denen eine derartige Function nicht zugeschrieben werden kann, eingestreut sind. Jene ersteren sind hinsichtlich der Complication des Baues den letzteren weit überlegen; diese Complication aber entspricht im Wesentlichen völlig derjenigen, welche ich für die Elemente der Cephalopodenretina beschrieben habe. Alle Retinazellen zeichnen sich durch eine zu der Längsaxe der Netzhaut radiäre Stellung aus (vgl. bes. Fig. 5a); während die den Grund der Retina bildenden, der Spalte genähert liegenden einen im Ganzen ziemlich geradlinig nach vorn gerichteten Verlauf zeigen, krümmen sich die nach den Seitenrändern hin auf sie folgenden, je weiter nach vorn um so mehr, bis endlich die an die costale Pigmentregion anstossenden einen S-förmig gekrümmten Doppelbogen beschreiben. Immer aber ist der vorderste (oder innerste), der Lichtwirkung ausgesetzte, also auch an der Stäbchenbildung betheiligte Abschnitt im Ganzen nach vorn gerichtet, wie am besten aus den Zeichnungen ersichtlich ist.

Wie bei den Cephalopoden zerfallen auch hier die Retinazellen im engern Sinne in Regionen von verschiedenem Habitus, welche Verschiedenheit so weit geht, dass man bei weniger genauer Betrachtung leicht ebensoviele selbständige, von einander morphologisch völlig unabhängige Schichten zu unterscheiden versucht sein könnte. Ich bezeichne sie im Anschluss an meine erste Abhandlung als a) kernführende Region der Retinazellen (*R. Z.*); b) Region der Stäbchensockel (*Sck.*), und c) Stäbchenregion (*St.*).

Von diesen ist die erstgenannte die am meisten nach aussen liegende; sie bildet die eigentliche compacte Masse der Retina und bedingt deren Rinnenform. Sie ist anscheinend scharf von der Sockelregion abgegrenzt; diese Abgrenzung wird hier ebenso wie bei den Cephalopoden durch eine besondere Bildung markirt, die Grenzmembran (*Gr.* Fig. 9), wozu sich noch eine Anhäufung von Pigment gesellt, welches, wenn unzerstört, jene Membran fast völlig verdeckt. Auch bei den Heteropoden ist die Grenzmembran nur auf Querschnitten als eine Linie von nicht mehr messbarer Dicke wahrnehmbar, und von relativ grossen und vor Allem äusserst dicht gedrängt stehenden Oeffnungen durchbohrt, durch welche die kernführende Region mit derjenigen der Sockel in Verbindung steht. Auf Schnitten parallel ihrem Verlauf ist es mir hier ebensowenig wie bei den Cephalopoden gelungen, etwas von ihr zu Gesicht zu bekommen; dazu ist sie zu zart und durchsichtig. Nur da, wo sie die Retinaspalte quer durchsetzt (Fig. 9), zeigt sie sich einigermaassen deutlich als Membran; zwischen den Retinazellen selbst tritt sie uns höchstens in Gestalt von zarten Pünktchen ent-

gegen — den Querschnitten der winzigen, in der gleichen Ebene liegenden Bälkchen, aus denen sie hier lediglich besteht.

a) Die kernführende Region der Retinazellen (*R. Z.* der Figuren).

Der kernführende Theil der Retinazellen besitzt eine langkonische Gestalt, seine Basis ist nach aussen gegen die Cuticula hin gerichtet, und dicht über ihr findet sich der grosse kugelige oder etwas ovale Kern. Die fast durchweg gleichmässige Form dieses Abschnittes erleidet gewöhnlich nur in der unmittelbaren Umgebung der Retinaspalte gewisse Modificationen: die Retinazellen sind da meist kürzer als an andern Stellen, dafür aber — besonders in der Höhe des Kernes — erheblich dicker, so dass sie fast die Gestalt eines bauchigen Kruges annehmen können (Fig. 9).

Am innern, der Grenzmembran anliegenden Ende besitzen sie eine räumlich geringe, aber nicht scharf umschriebene Anhäufung von körnigem tiefbraunem Pigment, das nur an wenigen Stellen in zerstreuten Körnerzügen durch die Löcher der Grenzmembran hindurch bis in die Sockelregion hineinzuziehen pflegt (Fig. 5).

Zu den in erster Linie bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten dieser Zellregion dürfte das äussere Ende der Zellen selbst gehören, deren Darstellung die Figuren 16 und 17 (Taf. II), sowie die schematisch gehaltene Figur 18 (ibid.) gewidmet sind. Auf den ersten Anblick treten sie sowohl an Quer- wie an Flächenschnitten durch die Retina sehr befremdlich auf, und es ist nicht leicht, die Ansichten, welche die beiden Schnittrichtungen ergeben, zu einer zutreffenden Vorstellung mit einander zu combiniren. Betrachten wir zunächst das einem Flächenschnitt wie Fig. 11^a entnommene Bild in Fig. 17 (Taf. II) als das leichter verständliche, so sehen wir die grössere Mehrzahl der Retinazellen gegen ihr äusseres Ende hin sich gabelig theilen, wobei die beiden Schenkel Bündel von Nervenfasern (*N. f.*) zwischen sich fassen. Dass diese Gabelung Regel ist, ergiebt die unmittelbare Beobachtung; dass sie ausnahmslos vorkomme, möchte ich aber nicht behaupten. Einzelne der Zellen scheinen vielmehr nur den einen der beiden Schenkel entwickelt zu haben, und dann mit einer zweiten analog gebildeten gemeinsam ein Bündel Nervenfasern zu umspannen. — Dass auch von den gewöhnlichen gabelig getheilten auf der Innenseite der Schenkel secundäre Lamellen sich abzweigen, um die grössern Nervenfascikel in kleinere zu theilen, habe ich in der Figur angedeutet.

Ganz anders sehen die Schnitte senkrecht auf die Ebene der vorigen aus, also Querschnitte durch die Retina (Fig. 16 Taf. II). Hier sieht man von dieser

Theilung des Zellenendes wenig oder gar nichts; stellt man so ein, dass man das scheinbare Ende mit voller Deutlichkeit erkennen kann, so zeigt sich dieses, wie in jener Figur angegeben, als mit leichter Wölbung quer abgeschnitten. Nun treten aber, besonders beim Heben und Senken des Tubus, Streifen auf, welche augenscheinlich zu den Zellen gehören, und als ziemlich parallele Büschel durch die nach aussen liegende Nervenfaserlage (*N. f.*) durchtreten, ja die man sogar ohne besondere Schwierigkeit noch in die äusserste, der Cuticula (*C.*) dicht anliegende Schicht (*Retic.*), von der später noch die Rede sein wird, verfolgen kann. Diese Streifen, welche ich als Radiculae, Würzelchen, bezeichnen möchte (*Rad.* der Figg.), lassen sich beim Heben und Senken des Tubus an manchen Stellen ganz gut in ihrem Zusammenhang mit dem Zellenleib nachweisen, und man sieht dann auch, was an der mittleren der fünf in Fig. 16 dargestellten Zellen in etwas gewagter Weise wiederzugeben versucht wurde (wegen der Projection zweier Niveaux in eine Ebene, meine ich), dass zu jedem Streifen eines der scheinbaren Körnchen gehört, welche bei centraler Einstellung der gewölbten Innenseite der Membran an der vermeintlichen Endfläche aufliegen. Daraus aber ergiebt sich, dass diese Körnchen nur die optischen Querschnitte jener Streifen auf einer Biegungsstelle sind.

Die Vorstellung, die ich mir demnach von der Natur dieser Enden machen musste, findet am besten ihren Ausdruck in dem Schema Fig. 18 (Taf. II), das ich perspectivisch zu halten versucht habe. Dass die beiden Schenkel der Zelle, welche gleichsam auf dem Nervenbündel reitet, unmittelbar nach ihrem Divergiren noch eigentliche Lamellen, nicht aber abgeplattete Büschel nebeneinander verlaufender Fasern sind, möchte ich aus Bildern wie Fig. 17 schliessen; weiter nach aussen aber machen sie durchaus den Eindruck, als ob sie in einzelne Fasern zerfielen, die sich noch mehrfach theilen, um sich schliesslich wie Wurzeln mit ihren Enden an die Cuticula, sozusagen als specielle Fixationsorgane, festzusetzen.

Ein zweites Characteristicum von ebenso grosser Bedeutung für diesen Abschnitt der Retinazelle ist die sehr ausgeprägte Längsstreifung, die sich schon bei verhältnissmässig geringen Vergrösserungen bemerklich macht. Sie sehen genau aus wie Bündel relativ grober Fasern, umschlossen von einer ebenfalls ziemlich starken Hülle (der Zellmembran). Ich habe mich bemüht, die Ursache und den Sitz dieser Erscheinung näher zu bestimmen, habe aber bei meinem Materiale nicht diejenige Sicherheit erhalten können, die ich erstrebte. Was ich aber fand, mag in Folgendem auseinandergesetzt werden, um wenigstens für spätere Untersucher durch die Möglichkeit einer bestimmteren Fragestellung die Wege etwas zu ebnen.

In Ansichten wie Fig. 16 macht die Streifung in der Höhe des Kerns den Eindruck, als wäre sie eine lediglich auf die Wandschicht der Zelle beschränkte. Stellt man so ein, dass die Umrisse des Kernes mit voller Schärfe erscheinen, so verschwindet sie völlig; der Kern selbst erscheint dann umgeben von einer ziemlich grob granulirten Plasmamasse, die sich nach oben, gegen die Grenzmembran, allmählig verjüngt, an der Streifung aber nicht participirt. Querschnitte durch die Zelle in dieser Höhe (Fig. 12 Taf. II) zeigen diese centrale Masse durch klare Zwischenräume abgetrennt vom Wandbeleg, mit dem sie aber durch eine Anzahl radiärer Stränge noch in Verbindung steht. In einer gewissen Höhe darüber bieten die Querschnitte ein anderes Bild (Fig. 13 Taf. II); das axiale Plasma ist verschwunden und durch einen Hohlraum ersetzt; die wandständige Lage dagegen ist bedeutend stärker geworden. In der Fläche gesehen erkennt man an dieser Gegend schon, dass die Streifung nicht mehr auf die Mantelfläche der Zelle allein beschränkt ist, sondern sich mehr in das Innere ausdehnt. — Noch weiter nach oben hat sich die Höhlung völlig geschlossen, die Zelle ist solide geworden wie Fig. 20 Taf. II zeigt, und erscheint nun von der Fläche betrachtet durch und durch gestreift. — Nach aussen zu, unterhalb des Kernes, macht die Streifung noch mehr den Eindruck einer blos oberflächlichen, und ich möchte hier nochmals auf die Fig. 16 mit ihren optischen Querschnitten der Streifen in der Einbuchtung der Zelle hinweisen. Diese Streifen aber sind die Radiculae, resp. lassen sich in diese verfolgen, und so ist es natürlich, dass ich die Streifung überhaupt mit der Bildung dieser Radiculae in Zusammenhang zu bringen geneigt bin. Ich denke, ich habe oben schon zur Genüge angedeutet, dass ich die Fasern, in welche die Retinazellen terminal zerfallen, nicht wie einige Forscher in solchen Fällen gethan haben, als Nervenfasern betrachte; die Consequenz ist, dass ich auch die fibrilläre Zerklüftung der Retinazelle nicht als eine Andeutung ihres Zerfalls in, resp. ihrer Zusammensetzung aus feinsten Nervenfibrillen ansehen kann, und also ganz besonders M. Schultze entgegentreten muss, der diese Interpretation mit besonderem Nachdruck vertrat, obwohl dafür weder ein logisch zwingendes Moment noch eine genügende Beweisführung auf der Basis der Thatsachen geltend gemacht werden konnte. — Ueber meine eigenen Resultate hinsichtlich der Innervation soll weiter unten gehandelt werden.

b) Die Region der Stäbchensockel (*Sck.* der Figuren).

Die Ausfüllung des rinnenförmigen, einerseits von der Grenzmembran, andererseits von der Limitans umschlossenen Hohlraums kommt grösstentheils auf Rechnung der Stäbchensockel. Wenn ich hier die Bezeichnung „Sockel" beibehalte, trotzdem weder ihre Form noch ihre unmittelbare Beziehung zu den Stäbchen die Anwendung gerade dieses Ausdruckes nahe legt, so geschieht dies nur aus dem Grunde, weil ich sie als die Homologa der gleichnamigen Gebilde im Cephalopodenauge betrachten muss.

Verglichen mit den kernführenden Abschnitten der Retinazellen sind die Sockel relativ einfach hinsichtlich ihres Baues. Sie stellen (Fig. 5, 9 [Längsansichten], 14 [Querschnitte bei *Sck.*]) längere und kürzere, meist prismatisch comprimirte Körper dar, die von der Grenzmembran sich erhebend gegen die Höhlung des Bulbus hin unter einer mehr oder weniger ausgesprochenen Biegung leicht convergiren. Ihre Hülle ist viel zarter als die der kernführenden Abschnitte; wie diese letzteren, zeigen auch sie eine deutliche Längsstreifung, die sich aber auch weit schwächer und feiner ausprägt, als die an jenen beobachtete. Dass sie direkt aus dem kernführenden Theil hervorgehen, nicht etwa selbständige Zellindividuen sind, lässt sich mit voller Sicherheit nachweisen: einmal sind sie kernlos, und dann lässt sich mit starken Vergrösserungen an dünnen Schnitten der unmittelbare Uebergang in einander durch die Lücken der Grenzmembran in unverkennbarer Weise demonstriren.

Etwas complicirter und schwieriger zu interpretiren ist das andere Ende des Sockels, das an die Stäbchen angrenzende.

Dass die Stäbchen in Längsreihen angeordnet sind, ist schon oben bemerkt worden. Die Stäbchenreihen theilen nun (auf Querschnitten durch die Retina) die Sockel in ebensoviele Gruppen, als Reihen vorhanden sind, also ebenfalls sechs. Zu je einem Stäbchen des Querschnittes gehören sämmtliche hinter ihm liegende Sockel, die in demselben Querschnitte liegen; in den Figg. 5 und 9 ist die Art ihrer Zusammengehörigkeit besonders deutlich zum Ausdruck gebracht. Die in der Fig. 5 mit den Ziffern *1—4* bezeichneten Stäbchen liegen auf der ventralen Seite der Retinaspalte; sie kehren ihre freien Ränder nach der Dorsalseite, mit ihren ventralen Rändern sind sie mit den zu ihnen gehörenden Sockelenden verbunden; bei den dorsalen Stäbchen *5* und *6* ist es gerade umgekehrt. Nun laufen aber Sockel und Stäbchen, wie die Figuren zeigen, nicht mit einander parallel, sondern sie bilden einen spitzen, nach aussen offenen Winkel mit einander, und so kommt es, dass die schräg zu den Stäbchen ansteigenden Sockel mit ihren Enden sich über-

einanderlegen; so kommt es ferner, dass die einzelnen Sockel jeder Gruppe in demselben Verhältniss an Länge zunehmen, als sie von der Retinaspalte entfernter liegen. Ein Blick auf die Figuren, bes. Fig. 9, wird dies deutlicher machen, als die ausführlichste Beschreibung es könnte.

Ob die zwischen den Stäbchenreihen befindlichen Sockel regelmässige und constante Zahlenverhältnisse aufweisen, habe ich nicht constatiren können. Im Allgemeinen scheinen je etwa 6—8 Sockel mit je einem Stäbchen in Connex zu stehen.

Wie schon oben erwähnt, tritt das Pigment auch aus der kernführenden Region der Retinazellen heraus, um sich in die Sockel zu verbreiten. Dies geschieht aber im Ganzen nur in spärlicher Weise, in lockeren Körnchenzügen, die sich besonders am Sockelrande der Stäbchen bemerklich machen, und auch nach der Pigmentzerstörung dort eine leichte Granulation hinterlassen (Fig. 9). Ob diese Pigmentvertheilung auf eine Wanderung der Körnchen intra vitam, je nach dem physiologischen Zustande der percipirenden Endorgane des Opticus, nach Analogie mit andern Thieren bezogen werden muss, können natürlich nur Untersuchungen am lebenden Thiere feststellen.

Zu den Querschnitten durch eine Anzahl Sockel in Fig. 14 habe ich nur zu bemerken, dass die etwas zu kräftig ausgefallene Punktirung auf die fibrilläre Zerklüftung des Inhaltes derselben mit Sicherheit zurückgeführt werden konnte.

c) Die Stäbchen (*St.* der Figuren).

Unter den Eigenthümlichkeiten des Heteropodenauges nehmen die Stäbchen sowohl hinsichtlich ihrer Anordnung wie auch ihres Baues eine besonders hervorragende Stellung ein, und es ist kaum zu viel behauptet, wenn man sie — besonders in letzterer Beziehung — als die seltsamsten ihrer Art, und in der ganzen Thierreihe bis jetzt wenigstens als völlig alleinstehend bezeichnen will.

Die schon mehrfach erwähnte Anordnung der Stäbchen in sechs die ganze Retina ihrer Länge nach durchsetzenden Reihen findet nicht nur auf Querschnitten durch dieselbe, sondern womöglich noch prägnanter auf Flächenschnitten ihren Ausdruck. In Fig. 11^a (Taf. II) habe ich ein Stück eines solchen, und zwar von einem relativ kleinen Auge bei mässiger Vergrösserung abgebildet; wieviel vom ganzen Schnitte wiedergegeben ist, erkennt man aus einer Vergleichung mit Fig. 11^b, die den ganzen Schnitt bei schwacher Vergrösserung wenigstens in den Umrissen und mit Eintragung der Stäbchenreihen als einfache Linien zeigt. Der Schnitt stammt aus einem Niveau der Retina, das etwa der halben Stäbchenhöhe entsprechen mag;

von den mit den Ziffern *1—6* bezeichneten Stäbchenreihen der Fig. 5 sind nur die Reihen *2—6* durch den ganzen Schnitt, die mit *1* bezeichnete dagegen nur an zwei kürzeren Stellen getroffen worden. Während durch den grössten Theil des Schnittes hindurch die Reihen annähernd parallel streichen, zeigt sich im obern Theile der Figur, welcher dem äussern Augenrande entspricht, eine auffallende sozusagen gegen einen Punkt hin gerichtete Einschnürung derselben, welche sich besonders stark an den vier ventralen ausspricht. Was die Ursache dieser localen Convergenz sein mag, ist mir unbekannt geblieben; ich möchte aber schon hier darauf hinweisen, dass sie sich auch an der Stäbchenseite der Membrana limitans (Fig. 6, bei **) ausprägt. — Ferner zeigen uns derartige Schnitte auch die fast bis zur Berührung dichte Annäherung der Stäbchen der gleichen Reihen an einander, wodurch jede Reihe fast das Aussehen der Claviatur eines Pianos erhält; weit grösser sind — mit Ausnahme der Reihen *4* und *5* — die Distanzen zwischen den Stäbchen verschiedener Reihen.

In Längsansichten wie auf Querschnitten zeigen die Stäbchen ein starkes Lichtbrechungsvermögen; die leicht gelbliche Farbe derselben in meinem Materiale mag Folge der Conservirungsproceduren sein. Am Limitans-Ende schneiden sie in allen Reihen so ziemlich im gleichen Niveau ab, während ihre Entwickelung nach aussen hin durch den Verlauf der Grenzmembran bestimmt wird. So erhalten die mittleren Reihen (*3—5*) gegenüber den mehr randständigen (*1, 2, 6*) ein Uebergewicht in der Längsentwickelung, das durch die ganze Retina anhält. Im Ganzen sind die einzelnen Stäbchen ziemlich geradlinig; eine leichte, bald covexe, bald concave Schweifung ihres freien Randes mag zwar im Leben vorhanden sein, scheint mir aber ebensowohl auf eine leichte Schrumpfung der Weichtheile, namentlich der Sockel, sich zurückführen zu lassen.

Die Breite der Stäbchen variirt vielfach, im Allgemeinen aber nimmt sie von der Grenzmembran an, in deren Nähe sie abgerundet endigen, gegen die Limitans hin stetig zu. Eine plötzliche ganz auffallende Verbreiterung in der Nähe der Limitans habe ich öfters an den Stäbchen der *1.* und der *6.* Reihe bemerkt.

Ebenso unterliegt die Dicke der Stäbchen mancherlei Schwankungen an verschiedenen Stellen, durchschnittlich ist sie aber um ein beträchtliches geringer als die Breite. Ich verweise hierüber auf die Figuren 11[a], 14, 15 *A—C*, wo eine Auswahl verschiedener beobachteter Formen geboten ist.

Die auf Querschnitten durch die Retina bemerkbare radiäre Convergenz der Stäbchen der verschiedenen Reihen gegen die brechenden Medien zu dürfte wohl

mit der Richtung der Lichtstrahlen, von denen sie nach Maassgabe der Brechungsindices und Krümmungen jener Medien durchsetzt werden, in Zusammenhang zu bringen sein. Eine ähnliche Convergenz zeigen auch Schnitte in der Ebene der Stäbchenreihen an den beiden Enden.

Sehr stark war bei meinem gesammten Material die Querstreifung oder Plättchenstructur ausgeprägt, so wie ich sie noch nie bei conservirten Thieraugen zu sehen Gelegenheit hatte. Sie ist schon bei relativ geringen Vergrösserungen deutlich zu erkennen; aber auch die Anwendung selbst der kräftigsten Objective hat mich nicht wesentlich über das schon mit Hülfe schwächerer gewonnene hinausgeführt, so dass ich der Raumersparniss wegen in Fig. 9 Taf. I eine Wiedergabe nach einer nur mässigen Vergrösserung wählen konnte. Die Stäbchen bilden demnach eine Säule, aufgebaut aus einer grossen Anzahl von äusserst dünnen Plättchen von annähernd rechteckiger Gestalt und verschiedener Grösse in den verschiedenen Höhen der Stäbchen. An den freien Rändern derselben sind sie ganz genau aufeinandergepasst, und selbst bei conservirtem Material so innig mit einander verlöthet, dass die Grenzen zwischen ihnen kaum zur Wahrnehmung gelangen. An den Sockelrändern aber findet eine bedeutende Lockerung des Zusammenhangs der Plättchen unter sich statt, die bis zu einer Art Aufblätterung, wie zwischen den Seiten einer stark zerlesenen Broschüre, zu führen pflegt; ferner wechseln mehr vortretende mit weniger hervorspringenden Plättchen unregelmässig ab, kurz, der Sockelrand erhält dadurch ein ganz anderes Aussehen als der freie. Dazu kommt noch gewöhnlich eine merkliche Verdickung der hervortretenden Enden der Plättchen, so dass sie bei der starken Lichtbrechung einen besonders charakteristischen Habitus erhalten. Im Leben mögen die einzelnen zarten Lamellen wohl weit regelmässiger über einander geschichtet sein als ich sie hier beschrieben habe.

Für die morphologische Deutung der Stäbchen sind ihre Beziehungen zu den Sockeln, und damit zu den Retinazellen überhaupt, unbedingt maassgebend. Diese Beziehungen sind hier derart, dass sie uns die Anerkennung eines Novum, für das wir meines Wissens wenigstens in den bisher bekannten Augen der Thierwelt kein Analogon finden, geradezu aufzwingen. Wir kennen, soweit überhaupt nur Stäbchen im Thierauge vorkommen, die Abhängigkeit derselben von ihren Bildungselementen, den Retinazellen, als eine allgemeine Erscheinung; wir kennen nicht minder die als Rhabdome bezeichneten Stäbchencomplexe, zurückführbar auf eine Anzahl von einfachen, aber ihrer Länge nach innig mit einander vereinigten Einzelstäbchen, zu denen soviel Retinazellen gehören, als Stäbchen in ihre Bildung eingegangen sind.

Nun machen hier zwar die Stäbchen, abgesehen von ihrer Plättchenstructur, einen durchaus einheitlichen Eindruck; nirgends verräth uns eine besonders markirte Trennungslinie eine Zusammensetzung aus mehreren Stücken. Und trotzdem müssen wir sie als zusammengesetzt betrachten, und zwar als zusammengesetzt aus ebensoviel Stücken, als Sockelenden mit ihnen in Verbindung treten; die Stücke sind aber in der Richtung der Stäbchenaxe auf einander geschichtet, und nicht, wie bei den Rhabdomen, um eine gemeinsame Axe gruppirt. Zeigen letztere, wenn ich so sagen darf, eine antimerische Anordnung ihrer Componenten, so besitzen die Heteropodenstäbchen eine metamerische. Zu den einfachen Stäbchen gewöhnlichen Schlages aber verhalten sie sich wie eine aus Trommelstücken gebildete zu einer monolithischen Säule.

Diese Deutung mag beanstanden, wer mit den in Bezug auf diese Verhältnisse angestellten Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Sehorganes nur eine relativ geringe Vertrautheit besitzt; ihm mag das Fehlen des Nachweises der Trennungsflächen zwischen den einzelnen Stäbchenstücken von grösserer Bedeutung scheinen, als mir. Für mich sind aber die Verhältnisse der Sockelenden zu den Stäbchen von einzig entscheidender Bedeutung.

Ich kenne in der Thierwelt nur ein einziges Beispiel, welches eine gewisse, aber sehr entfernte, Aehnlichkeit mit den hier geschilderten Verhältnissen aufzuweisen hat, nämlich das Rhabdom in dem Auge eines Myriapoden, der *Scutigera* (*Cermatia*) *araneoides*, das ich früher*) ausführlich beschrieben habe. Dort ist nämlich das Rhabdom der Einzelaugen oben trichterartig und hohl, unten aber solid; die Trichterhöhlung wird von einer grössern Anzahl Einzelstäbchen ausgekleidet, an welche sich unten nur wenige anschliessen. Zwischen beiden ist aber eine scharfe Trennungslinie nachweisbar, so dass das Rhabdom sich sozusagen aus zwei Etagen aufbaut. Indem ich wegen des Näheren auf jene Arbeit selbst verweise, glaube ich nicht nöthig zu haben, die bedeutenden Differenzen zwischen den beiden Fällen erst ausführlich commentiren zu müssen.

Meine in vorstehenden Zeilen niedergelegten Ansichten über den Bau der Retina im engern Sinne stehen, wie schon in der historischen Uebersicht bemerkt, in vielen Punkten mit denen meiner Vorgänger, Hensen und M. Schultze, in Widerspruch — einige nähere Ausführungen mögen zeigen, wie weit dieser geht.

---

*) H. Grenacher, Ueber die Augen einiger Myriapoden; in Arch. m. mikr. Anatomie. Vol. XVIII. 1880. pag. 415—467. Taf. XX—XXI. Vgl. bes. pag. 449 u. ff., Taf. XXI Fig. 15—19.

Hensen (l. c. pag. 215) sieht auch die Heteropodenretina für eine geschichtete an, und er zählt fünf solcher Schichten auf, von denen aber nur zwei mit den Bildungen zusammenfallen, die vorhin ausführlich geschildert wurden. Diese sind: die Cylinderzellen und die Stäbchen, während seine Sternzellenschicht, Faserschicht und die Stäbchenzellen zu besprechen hier noch nicht die Zeit gekommen ist.

Hensen's Cylinderzellen fallen zusammen mit meinen kernführenden Abschnitten der Retinazellen. Es ist ihm weder die Streifung derselben („sie sehen so gestrichelt aus, als wenn sie aus lauter parallel nach den Stäbchen zu laufenden Nervenfibrillen beständen") entgangen, noch die Bildung der Ausläufer (Radiculae), die er als feine, zwischen den Nervenbündeln hindurch gegen die Hüllhaut verlaufende Fasern beschreibt — freilich ohne sich ganz vergewissern zu können, ob sie zu den Cylinderzellen gehören oder blos zwischen ihnen liegen. Ihres Aussehens halber hält er sie auch für Nerven (l. c. pag. 216).

Dass seine „homogenen, rundlichen, langgestreckten" Stäbchen nicht mit meinen Stäbchen, sondern mit den als Sockel bezeichneten Abschnitten der Retinazellen identisch sind, ergiebt sich zur Evidenz aus seinen Figuren 90, 91, 92 *B* (Taf. XXI); seine Bemerkung im Text, dass in der Regel an den Präparaten die meisten derselben zerstört waren, namentlich an den äussern Enden, die Fig. 90 also nicht wirklichen Präparaten entspreche, kann mich Angesichts meiner eigenen Befunde an ungenügend conservirtem Material (vgl. Fig. 8 Taf. I) in dieser Auffassung nur bestärken. Wären die wirklichen Stäbchen in Querschnitten, wie Hensen einen abbildet, noch erhalten gewesen, so wären sie ihm sicherlich nicht entgangen, und ihre eigenthümliche Vertheilung ebensowenig.

Dass M. Schultze zuerst und unzweifelhaft die wahren Stäbchen beobachtet hat, und zwar ohne zu wissen, dass er der erste sei, wurde schon früher betont. Ich kann mir dies nur aus der Mangelhaftigkeit seiner eignen Untersuchungen erklären, an der sein mit Vorliebe betriebenes Studium nur frischen Materiales wohl stark betheiligt sein dürfte. Gestützt auf dieses, hat er für die Stäbchen gerade die wichtigsten Dinge übersehen oder irrig gedeutet; wäre seine Untersuchung eine glücklichere zu nennen, so hätte ihm unmöglich entgehen können, dass dasjenige, was die Autoren vor ihm als „Stäbchen" bezeichnen, von den seinigen weit verschieden ist. — Sonst ist seine Beschreibung der „Stäbchenfaser", wie er unsern kernführenden Abschnitt der Retinazelle nennt, relativ die einwandfreiste; sie entspricht im Ganzen der unserigen, nur glaubt er den Nachweis erbracht zu haben, dass ihr äusseres Ende in der Nervenfaserlage selbst aufhöre, und dass das Bündel feinster Nerven-

fibrillen, aus welchen die „Stäbchenfaser“ bestehen soll, mit den Stäbchen in directer Verbindung stehe (l. c. pag. 22). — Den eigentlich wunden Punkt der Darstellung von M. Schultze bilden aber hauptsächlich die Beziehungen der „Stäbchenfaser“ zum Stäbchen, sowie dieses selbst. Da er das gleiche Material wie ich selbst benutzt hat, so kann ich mit voller Sicherheit behaupten, dass das Stäbchen nicht, wie er will, zu einer, sondern zu einer ganzen Anzahl von „Stäbchenfasern“ in dem Verhältniss der genetischen Abhängigkeit steht; ferner, dass seine Ansicht über den Bau des Stäbchens, welches nicht aus Lamellen sich aufbauen, sondern nur einen aus eigenthümlich gebogenen dünnen Querfasern gebildeten Mantel, eine Art von Hohlkehle, um eine fibrilläre Axe bilden soll, irrig ist. Diese Axe möchte ich auf die Sockel zurückführen; wenigstens weiss ich seine „aus isolirbaren Fibrillen bestehenden Gebilde, welche entweder kurz abgerissen gefunden wurden, oder in Form von langen Faserbündeln in die Stäbchenschicht eindringen“ (l. c. pag. 20) allenfalls nur mit diesen in Einklang zu bringen.

3. Die Innervation der Retina.

Zwischen den Nervus opticus und die Lage von Nervenfasern, welche unterhalb und zwischen den Basen der Retinazellen verläuft, schiebt sich noch die kielförmige, uns schon als Carina bekannte Nervenmasse ein; aus ihr erst erheben sich jene Faserbündel, die als becherförmige Hülle nicht nur die Retinazellen überziehen, sondern sich auch theilweise über diese hinaus in die beiderseitigen Costalregionen fortsetzen (*N. f.*''), bei deren Besprechung wir ihnen wieder begegnen werden.

Zwischen der Faserlage der Retina, aber nur in ihrer dorsalen Hälfte, unweit des untern Endes der Retinaspalte, begegnen wir einer Anhäufung von kleinen Ganglienzellen (*Gang.* Fig. 5, 10) mit nach verschiedenen Seiten hin gerichteten Ausläufern. Nach aussen gegen die cuticulare Augenhülle hin werden die Nervenbündel der Retina begrenzt von einer netzartig granulirten Masse, dem Reticulum (*Retic.* Fig. 5, 10, 11[a], 16, 17), das ich, obschon ich ihm keine andern als topographische Beziehungen zu den Nervenfasern zuschreiben kann, doch bei dieser Gelegenheit besprechen werde.

Ueber die Carina (*Ca.*) habe ich nur sehr wenig zu bemerken; ich habe darauf verzichtet, sie in den speciellen Kreis meiner Untersuchungen hineinzuziehen, da es mir ein aussichtsloses Unternehmen schien, dem Verlauf ihrer Faserzüge nachspüren zu wollen. Ich kann fast nur das wiederholen, was Hensen früher von ihr aussagte; dass sie nämlich ihrer ganzen Länge nach von unregelmässig geformten

Spalträumen durchzogen wird (Blutsinussen), deren Lumen von zarten, ebenfalls unregelmässigen Bälkchen durchsetzt ist, zwischen denen sich gelegentlich amöboid geformte Zellen (Blutkörperchen) zu finden pflegen.

Aus der Verwachsungsfläche der Carina mit der eigentlichen Retina erheben sich die Nervenfasern, welche die Elemente der letzteren zu versorgen in erster Linie bestimmt sind, in Bündelform nach oben aufsteigend. Da diese Verhältnisse besonders auch hinsichtlich der Betheiligung der basalen Ausläufer der Retinazellen an der Bildung dieser Bündel schon früher besprochen worden sind, so kann ich mich mit dem Hinweis auf das Gesagte begnügen. Nur zur Orientiruug über einige specielle Punkte möchte ich noch zu Fig. 17 (Taf. II) bemerken, dass die kleinsten Felder der Nervenquerschnitte (*N. f.*) nicht solche der einzelnen Fasern darstellen, da diese, an der sonst günstigen Stelle, durch etwas schrägen Faserverlauf weniger deutlich hervortraten; zu dem Schema Fig. 18 (Taf. II) aber, dass hierbei von der Darstellung der Bildung secundärer etc. Fascikel abgesehen werde.

Als eine Frage von sozusagen principieller Bedeutung stellt sich die nach der Art der Verbindung zwischen Nervenfaser und Retinazelle heraus. Gerade hier war es besonders wichtig zu wissen, ob wirklich, wie von Forschern wie Hensen und M. Schultze behauptet worden ist, jede Retinazelle sich mit einer Mehrzahl von Nervenfasern in Verbindung setze? Für mich persönlich hatte diese Frage noch insofern ein specielles Interesse, als ich bei meinen frühern Untersuchungen, wo überhaupt eine Verbindung constatirt werden konnte, immer nur den Uebergang einer einzigen Nervenfaser in eine Retinazelle nachzuweisen in der Lage war — ein Resultat, das, abgesehen selbst von seiner empirischen Begründung durch die Beobachtung, weit eher mit der functionellen Deutung des Retinaelementes als physiologischer Einheit für die Perception in Einklang zu bringen ist, als ein Uebergang in mehrere, resp. zahlreiche Fasern.

Auch in unserm Falle ist mir dieser Nachweis gelungen, und zwar, wie ich glaube, in unanfechtbarer Weise. An in gewöhnlicher Weise conservirtem Material wäre es mir freilich schwerlich geglückt, aber auf die oben angegebene Weise, bei Längsschnitten (parallel dem Faserverlauf) durch Augen, die durch stärkere Einwirkung von verdünnter Salzsäure stark aufgehellt sind, ist es eine nicht allzuschwere Aufgabe. Verfolgt man die aufsteigenden Bündel von Nervenfasern an solchen Schnitten, wie Fig. 16 (Taf. II) einen darstellt, mit besonderer Beachtung des innern Randes derselben, so sieht man bald hier, bald dort eine einzelne Faser sich von dem Verbande mit den übrigen loslösen, und unter leichter Erweiterung in die Basis

einer Retinazelle eintreten (*N. f.'*). Die Eintrittsstelle ist immer eine constante, sie liegt gerade in der Einbuchtung zwischen den beiden Schenkeln der Zelle, wie es im Schema Fig. 18 bei *N. f.'* dargestellt ist. Das Auffinden der Stelle hängt, abgesehen von der Natur des Präparates, grossentheils auch von der Genauigkeit der Focuseinstellung ab; sieht man die Radiculae im Zusammenhang mit der Zelle, so fällt die Eintrittsstelle der Nervenfaser ausserhalb des Focus, und umgekehrt. — Dass man auf Schnitten wie Fig. 17, wo die Nervenfasern quer getroffen sind, diese Vereinigung zu sehen nicht erwarten darf, ergiebt sich von selber.

Nach meinen früher mitgetheilten Erfahrungen über die Forsetzung der Nervenfaser durch die Retinazelle hindurch bei Cephalopoden, bei denen sie bis zwischen die Rhabdome hinein sich erstrecken, glaubte ich auch hier die Möglichkeit, ja bis zu einem gewissen Grade die Wahrscheinlichkeit eines analogen Verhaltens offen halten zu müssen, und ich habe demgemäss meine Aufmerksamkeit ganz besonders daraufhin gerichtet. Es ist mir aber nicht gelungen etwas zu beobachten, was ich in diesem Sinne hätte auffassen müssen. Man darf dabei aber nicht vergessen, dass die Beschaffenheit der Retinazellen, besonders hinsichtlich ihrer Querschnitte sowohl in der kernführenden wie in der Sockelregion, einer solchen Aufgabe gegenüber die denkbar ungünstigste ist: das Auffinden einer einzelnen Nervenfaser in dem Durcheinander so vieler andern Fasern ist so gut wie unmöglich, wenn sie sich nicht durch besondere Kennzeichen, wie besonders auffallende optische Eigenschaften, oder grössere Dimensionen von den übrigen abhebt. Eine definitive Feststellung muss also späteren Forschungen überlassen bleiben.

Die hinter der dorsalen Retinahälfte in die Faserzüge des Opticus eingelagerten Ganglienzellen (Fig. 5, 10, *Gang.*) gehören zu den kleineren ihrer Categorie. Auf Querschnittserien durch das Auge finden sie sich in jedem Präparat, wenn auch in wechselnder Anzahl; nur selten rückt eine oder mehrere hinter der Retinaspalte etwas in die ventrale Retinahälfte hinüber (Fig. 5). In Fig. 10, wo der linke Rand der Zeichnung der Dorsalseite entspricht, habe ich mit möglichster Genauigkeit die fraglichen Zellen mit ihrer bald rundlichen, bald birnförmigen Gestalt, mit ihren bald nur einfach, bald doppelt vorhandenen (oder besser, sichtbaren) Fortsätzen dargestellt. Gleichzeitig zeigt die Zeichnung auch, dass die Zellen sich nicht allein auf das Gebiet der Opticusfasern beschränken, sondern sich auch tief in das nach aussen von diesen gelegene Reticulum einsenken können. — Das ist Alles, was ich von ihnen weiss; ihre Natur als Ganglienzellen, trotz ihrer durch die Localisirung an eine bestimmte Stelle noch besonders dunkeln Function, zu beanstanden, scheint keine Veranlassung vorzuliegen.

Mit dem Namen Reticulum (*Ret.* Fig. 5, 10 Taf. I; Fig. 11[a], 16, 17 Taf. II) bezeichne ich eine besondere, zwischen Cuticula und Nervenfasern sich einschaltende Lage, deren Erstreckung nach vorn so weit wie die Retina selbst reicht, die sich nach innen auch noch auf die Carina fortsetzt. Den Namen wählte ich wegen des sehr engmaschigen, wenig deutlichen feinen Netzwerkes von Fasern, aus dem sie besteht, und welches von feineren und gröberen Körnchen durchsetzt ist. (Die Maschenbildung tritt, beiläufig bemerkt, sowohl in den Präparaten wie in meinen Originalzeichnungen deutlicher hervor, als auf den nach letzteren angefertigten Tafeln; der Lithograph hat den Habitus nicht prägnant genug wiedergegeben.) In ihr eingelagert finden sich sparsame Kerne. Mit den Radiculis der Retinazellen, von denen sie der Dicke nach durchsetzt wird, bildet sie sozusagen ein Ganzes, ein combinirtes, nicht leicht zu classificirendes Gewebe von filzartiger Textur. Dasselbe zur Nervensubstanz morphologisch oder functionell in Beziehung zu bringen, scheint mir kein Grund vorzuliegen; schon deshalb widerstrebt es mir, weil, wie wir nachher sehen werden, ein grosser Theil der Nervenfasern sich über die Retina hinaus, in die Costalregionen beider Flächen, fortsetzt, ohne von dem Reticulum selbst soweit begleitet zu werden, was man doch bei der Annahme von Beziehungen engerer Art in diesem oder in jenem Sinne wohl erwarten müsste. Am meisten bin ich geneigt, in ihm eine Art von Bindesubstanz zu sehen, vergleichbar dem auch schon mit diesem Namen bezeichneten Gewebe in der Retina der Cephalopoden, wo dasselbe ebenfalls in analoger Beziehung zu den Innervationsenden der Retinazellen sich findet, wenn auch nicht so scharf räumlich abgegrenzt und so compact (vgl. Abhdlg. I Fig. 9).

Ueber die Art, wie Hensen und M. Schultze sich den Modus der Innervation der Retina vorstellen, habe ich mich schon oben ausgesprochen. — Im Uebrigen beschreibt Hensen die Lage der Nervenfasern und ihren Verlauf parallel der Cuticula (Hüllhaut) genau so wie ich es gethan. Anders aber als bei mir lautet seine Beschreibung des Reticulum; dasselbe ist identisch mit seiner „Sternzellenschicht“ (l. c. pag. 217, Taf. XXI Fig. 91, *c*), welche nach ihm aus „kleinen rundlichen Zellen“ bestehen soll, deren ziemlich dicke Ausläufer in die Nervenlage verfolgt werden konnten; zwischen den Zellen erwähnt er noch eine körnige, als Querschnitte von Nervenfasern gedeutete Masse. Dass ich diese Darstellung mit meinen eigenen Resultaten nicht vereinbaren kann, liegt auf der Hand; ich möchte fast annehmen, Hensen habe die an einer Stelle wahrgenommenen Ganglienzellen, deren er sonst als solcher keine Erwähnung thut, für ein wesentliches Attribut dieser Lage, statt für eine blos locale Einlagerung derselben gehalten, und darnach ihren Charakter bestimmt.

4. Die Membrana limitans und ihre Bildungselemente.

Die Limitans (Membrana homogenea) im Heteropodenauge wurde von Hensen entdeckt, und im Wesentlichen so correct beschrieben, dass ich, soweit es sie selbst angeht, nur wenige Nachträge dazu liefern kann. Dagegen dürften die Beiträge zur Erläuterung ihrer Genese vielleicht ein besseres Verständniss ihrer morphologischen Beziehungen, namentlich auch zur gleichnamigen Membran im Cephalopodenauge, anzubahnen im Stande sein.

Die Limitans liegt, wie besonders Querschnitte durch die Retina (vgl. Fig. 4, 5, 8 Taf. I, *Lim.*) deutlich zeigen, den Enden der Stäbchen und Sockel durch die ganze Retina hindurch innig auf, und trennt sie so vom Glaskörper (*G. K.*). Wenn sie in den mit Reagentien behandelten Augen weder die ganze Fläche der letzteren bedeckt, noch sich derselben dicht anschmiegt, sondern stellenweise einfach gewölbt oder in Falten erhoben sich darüber hinzieht, so sind dies sicher lediglich durch die technischen Proceduren verursachte Veränderungen.

Die Form der Limitans als Ganzes zeigt uns Fig. 6 (Taf. I). Die Abbildung ist mit schwacher Vergrösserung nach einem Präparat entworfen, das seine Entstehung der oben geschilderten Procedur (durch starke Säureeinwirkung verursachtes Herausquellen des Glaskörpers) verdankt. Nur am schmalen Ende ist ein kleiner Rest des letzteren haften geblieben; bei * zeigt sie eine kleine Verletzung. Das obere Ende entspricht dem äussern, das untere dem innern Ende der Retina; von aussen nach innen nimmt ihr Querdurchmesser beträchtlich und stetig ab, während ihr distales Ende mehr zungenförmig zugerundet erscheint. Aus den Querschnitten ergiebt sich, dass sie an den Rändern relativ dick angeschwollen, in der Mittellinie dagegen membranartig verdünnt ist. Sie ist von starker Lichtbrechung, structurlos, nur unter dem Einfluss der Conservirungsmittel in wechselnder Stärke körnig getrübt.

Die Limitans weist auf ihrer retinalen Seite eine eigenthümliche, aus Längslinien bestehende Zeichnung auf: zwischen jenen kommt noch eine aus ungleich feineren Linien gebildete Querstreifung, deren Ausprägung an verschiedenen Stellen ungleich zu sein pflegt, zur Ansicht. Die etwa an der Grenze des ersten und zweiten Achtels der Länge (vom distalen Ende an gerechnet) zu beobachtende eigenthümliche Einschnürung der Längslinien erklärt sich, wenn man den entsprechenden Verlauf der Stäbchenreihen kennt, auf den ersten Blick als abhängig von diesen letzteren. Aus den Querschnitten erkennt man, dass die Längslinien von Leisten von stärkerer und schwächerer Entwickelung herrühren, die den Stäbchenreihen in der Art entsprechen,

dass je eine Leiste vor dem Stäbchenrande sich ein wenig einsenkt. Die mit den gleichen Ziffern bezeichneten Leisten der Fig. 6 entsprechen demnach den einzelnen Stäbchenreihen der Fig. 5, 8 und 9; die am stärksten ausgebildete von ihnen (*4'+5'*) allein gehört den gleichbezeichneten Stäbchenreihen zugleich an. — Die Querstreifung rührt von den Abdrücken der Enden der Stäbchen wie der Sockel her.

Die Frage nach der Entstehung der Limitans, nach den Elementen, durch deren Thätigkeit jene gebildet wird, gehört zu den am schwierigsten zu beantwortenden bei der ganzen Untersuchung des Heteropodenauges. Ist mir auch Einiges noch nicht völlig klar geworden, so bin ich, wie ich glaube, doch in der Lage, durch eine Reihe von sicher constatirten Thatsachen Anhaltspunkte für spätere, an besser erhaltenem Material anzustellende Untersuchungen zu bieten; für's Erste mag das Folgende wenigstens ausreichen, uns ein allgemeines Bild ihrer Genese, sowie eine nicht unwillkommene Bestätigung meiner früher am Cephalopodenauge gewonnenen Befunde, neuerdings gegen dieselben erhobenen Einwendungen gegenüber, zu liefern.

Auf Querschnitten durch die Retina wie Fig. 5, 8, 9, kommen zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen eingelagerte, in geringer Entfernung von der Pigmentzone gelegene Kerne zum Vorschein (*Lim. Z.* der Figg.), die an hinreichend dünnen Schnitten als nicht zu den Retinazellen, sondern zu zwischen ihnen gelegenen selbständigen Zellen von viel geringerer Entwickelung gehörig erkannt werden. Gebildet sind diese Zellen von einer schlank spindelförmig gestalteten granulirten Plasmamasse, an der es mir nicht geglückt ist eine Membran mit Sicherheit zu erkennen. Diese Zellen nenne ich auch hier Limitanszellen, weil mit der grössten Wahrscheinlichkeit in ihnen die Bildungselemente jener Membran zu suchen sind, wie das Weitere zeigen wird. — Zunächst fällt auf die Verschiedenheit in der Vertheilung dieser Zellen in den beiden Retinahälften; in der dorsalen bilden sie eine ununterbrochene Reihe von der Retinaspalte bis zum Pigmentepithel — abgesehen von zufälligen Unregelmässigkeiten —, in der ventralen dagegen löst sich die Reihe in kleine Gruppen von ganz constanter Lage auf. Sie liegen nämlich immer in der Verlängerung der Stäbchen, oder genauer gesagt, des freien Randes derselben. (In Fig. 5 hat der Lithograph versehentlich die Lage der Kerne gegen die Originalzeichnung etwas verschoben, namentlich stark die zu Stäbchenreihe *3* gehörigen. Ich führe dies mir bei der Correctur leider entgangene Versehen hier an, um zu verhüten, dass man meine eigenen Zeichnungen als Zeugen gegen meine Worte aufruft.)

Diese Zellen mit der Limitans in Beziehung zu bringen, scheint auf den ersten Anblick, wegen des grossen räumlichen Abstandes beider von einander, etwas

gewagt. Kehren wir aber zur Limitans selbst zurück, so finden wir auf Querschnitten derselben zuweilen feine Fasern (*Lim. f.* der Figg.), welche, von ihrer untern Seite ausgehend, sich zwischen die Elemente der Retina einsenken, und zwar jeweils in die Zwischenräume zwischen den Stäbchen der einen und den Sockeln der nächsten Reihe. Diese Fasern in situ zu sehen, etwa wie sie in Fig. 5 angegeben sind, ist übrigens ein ganz besonderer Glücksfall; sie reissen bei ihrer grossen Zartheit durch das Schrumpfen und Biegen der Limitans augenscheinlich mit grosser Leichtigkeit an ihrer Insertionsstelle an der Membran ab, und sind dann, selbst wenn man ihre Existenz und den Ort wo sie zu suchen sind, schon kennt, kaum mehr auffindbar. Ausnahmsweise reissen sie auch mehr in der Tiefe der Retina ab, und dann können sie, wenn die Limitans sich stark nach vorn wirft, ganz oder zum grössten Theil aus ihrer früheren Umgebung hervorgezogen und dadurch sehr deutlich werden. Dies habe ich bei einer Reihe von Augen, die mit Pikrin-Schwefelsäure-Sublimatlösung behandelt waren, beobachtet, und ein Präparat deshalb in Fig. 8 abgebildet. Bei allen so behandelten Augen ohne Ausnahme waren die Sockel in der dargestellten Weise entstellt; die den Stäbchen näherliegenden Abschnitte derselben waren in ihrer Structur völlig zerstört — man halte Fig. 9 daneben! — so, dass in einer körnigen Grundmasse kugelige coagulirte Tropfen eingelagert erschienen, die man, wären sie tinktionsfähig gewesen, unbedenklich für grosse Zellkerne hätte halten können. Die Limitans aber bildet ein glückliches Pendant zu der Fig. 2 meiner Arbeit über die Cephalopodenretina; die dorsale Hälfte derselben hat im Ganzen so ziemlich ihre Lage zu den Stäbchen beibehalten, die ventrale hingegen hat sich stark von ihnen abgehoben und in die Höhe gebogen. Die Limitansfasern dieser Seite folgten der Membran, und flottiren nun theilweise frei in dem künstlichen Hohlraum zwischen ihr und der Retina. Dass sie an diesem (übrigens relativ dicken) Schnitte in büschelförmiger Anordnung auftreten, erklärt sich leicht aus Folgendem. Sie stehen nämlich in ziemlich geringem Abstande auf den Leisten der Limitans, also reihenweise angeordnet, wie eine Art von Frangenbesatz derselben, wie uns auch Fig. 7 belehrt, die eine Stelle der in Fig. 6 gezeichneten Limitans bei stärkerer Vergrösserung darstellt. Die linke Leiste der Figur, von der zwei Reihen von Limitansfasern entspringen, ist die in Fig. 6 mit *4'+5'*, die rechte die daselbst mit *3'* bezeichnete, und es wurde eine Stelle gewählt, wo letztere selbst in Gestalt eines lamellösen Saumes hervortritt.

Weiter als etwa bis zu den untern Stäbchenenden diese Fasern zu verfolgen ist mir zu meinem Bedauern, ungeachtet aller aufgewandten Mühe im Interesse der

absoluten Sicherheit des Beweises nicht geglückt. Aber ich darf wohl hier auf meine frühere Mittheilung über die gleichen Elemente in der Cephalopodenretina mich berufen, die gerade darin die Ergänzung liefern, die hier nöthig ist, indem bei jenen gerade der Uebergang der Limitansfasern in die Zellen mit besonderer Sicherheit durch die Beobachtung nachgewiesen werden konnte.

Anders sieht es auf der dorsalen Hälfte der Retina aus, wo die Limitanszellen nicht so evident wie auf der ventralen in Längsreihen, welche den Faserreihen topographisch so genau entsprechen, angeordnet sind. Wie bei ihrer gleichmässigen Ausbreitung zwischen den Retinazellen hier die Verbindung zwischen ihnen und den Fasern sich macht, ist mir zur Zeit noch unbekannt geblieben. Wohl habe ich mich oft genug überzeugen können, dass auch zwischen die Stäbchenreihen *5* und *6* (Fig. 5 und 8) Fasern sich einsenken, aber auf welchem Wege sie sich mit den über eine so weite Fläche vertheilten Zellen in Verbindung setzen, ist für mich ein Räthsel geblieben.

Ich habe übrigens die Limitansfasern auch auf Flächenschnitten durch die Retina aufgesucht, um mich von ihren Beziehungen möglichst zu informiren, und es ist mir auch geglückt, sie aufzufinden. Die Figuren 14 und 15 (Taf. II) zeigen einige Stellen, wo die Fasern (*Lim. f.*) ganz deutlich zwischen den freien Rändern der Stäbchen erkannt werden können; in Fig. 15, *A*, *B* sind sie, durch Abreissen in ihrem Verlauf gelockert, als Schlingen erkennbar. Es ist übrigens mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft, sie gerade an derartigen Schnitten aufzufinden, besonders zwischen den mehr seitlichen Reihen, deren Stäbchen und Sockel mehr oder weniger schräg getroffen werden, wodurch ihre Querschnittsbilder sich mehr in einander schieben, und Objecte von solcher Winzigkeit, wie die Faserquerschnitte sind, dadurch leicht für das suchende Auge völlig verdecken.

Hinsichtlich derjenigen Limitansfasern, welche zwischen den Stäbchenreihen *4* und *5* herunterziehen, bin ich nicht sicher geworden, ob sie mit Zellen zusammenhängen, welche in der Retinaspalte sich erkennen lassen (vgl. bes. Fig. 9), oder mit solchen, welche zwischen den Retinazellen eingestreut liegen. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher, und es mag deshalb hier der Ort sein, über die fragliche Spalte und ihre Contenta noch einige Bemerkungen anzuknüpfen.

Die Retinaspalte zeigt auf Querschnitten (Fig. 8, 9 Taf. I) einen granulirten Inhalt, in welchem Kerne von verschiedener Grösse eingestreut liegen. Diese Kerne sind von einem Zellenleib von ebenfalls wechselnder, immer aber geringer Mächtigkeit umhüllt, welcher sich meist in radial nach oben und unten auslaufende Fasern fortsetzt. Wegen ihres welligen Verlaufes lassen sich diese aber nicht weit verfolgen. Die

granulirte Ausfüllungsmasse besteht nur in der Nähe der Grenzmembran aus wirklichen Körnchen, dem hier ziemlich stark angehäuften Pigment, das sie nach der Entfärbung hinterlässt; die dahinter liegenden sind nur dem Anschein nach Körnchen, in Wahrheit aber Querschnitte sehr zarter Fasern, welche, wie Fig. 20 (Taf. II), ein Flächenschnitt in diesem Niveau, zeigt, hier die Spalte der Länge nach durchziehen und sie ausfüllen. In dieser Figur sind die kleinen zwischen den Fasern und den Kernen regellos vertheilten Punkte die Querschnitte der nach oben gegen die Grenzmembran hin strebenden Fasern, und wahrscheinlicherweise identisch mit den Limitansfasern in Fig. 14 zwischen den Reihen *4* und *5*. Was aber die horizontal durch die Retinaspalte streichenden Fibrillen der Fig. 20 anbelangt, so scheinen sie mir auch nur eine secundäre, jedenfalls nicht mit der Sinnesfunction der Retina in Zusammenhang zu bringende Rolle zu spielen. Sie scheinen mir nämlich zusammenzuhängen mit einem Fasergeflecht, welches die Retinazellen in einem mit ihrer Querkrümmung concentrischen Bogen durchzieht, und von dem bisher noch nicht die Rede war. Ich will sie Circulärfasern nennen, und habe sie in den Figuren 5, 8 und 9 unter *C. F.* angedeutet. Sie treten da als äusserst zarte, fast nur schattenhafte Züge feinster Fibrillen auf, welche etwa in der Höhe der Limitanszellen in einem dem Pigmentgürtel parallelen Bogen die kernführenden Abschnitte der Retinazellen geflechtartig durchsetzen. Auf Flächenschnitten nach Art der Fig. 11[a] (Taf. II) kann man sie bei starker Vergrösserung in ihren als Punktreihen auftretenden Querschnitten ohne besondere Schwierigkeit auffinden; in der Abbildung selbst habe ich sie des zu geringen Maassstabes wegen nicht angeben können. Ich glaube, dass dieses Circulärfasergeflecht zusammenhängt mit dem die Retinaspalte der Länge nach durchziehenden Faserzug; abgesehen von der gleichen Feinheit der Fasern an beiden Orten spricht besonders der Umstand dafür, dass ich an Präparaten wie Fig. 20 vielfach Fasern sich seitlich von der gemeinsamen Richtungsbahn loslösend beobachten kann, die dann zwischen die Retinazellen, welche die Spalte beiderseits einrahmen, sich einlenken, um dort freilich bald zu verschwinden. — Ich kann die Fasern kaum wo anders als in die Reihe der Bindesubstanzen einfügen, da sie schwerlich andere als lediglich mechanische Zwecke zu erfüllen haben dürften. —

Hensen, der Entdecker der Limitans, hat, wie schon bemerkt, eine Darstellung derselben geliefert, die meiner eigenen bis auf einige ganz untergeordnete Punkte völlig entspricht. Seine Abbildung (l. c. Taf. XXI Fig. 88 *C*.) stellt nur etwa die obere Hälfte derselben dar, verglichen mit meiner Skizze; er zeichnet auch deutlich

die Einschnürung der Leisten, von der die Rede war. Die Zeichnung der Fläche selbst, die ich auf Leisten zurückführe, deutet er auf eine concentrische Schichtung der Substanz, worin ich ihm nicht zustimmen kann; auf ihrer Fläche sonst noch beobachtete Fädchen und Figuren führt er zum Theil auf zerstörte, der Membran anhaftende Stäbchen zurück. In den Fädchen wenigstens möchte ich die Limitansfaser-Enden erkennen.

Auch die Limitanszellen sind Hensen nicht entgangen, aber die ihnen von ihm zugeschriebene Rolle ist, wie schon der für sie gewählte Name „Stäbchenzellen“ beweist, eine wesentlich andere, als diejenige, welche ich ihnen zuweise. Ihre Kernreihe ist in seiner Figur 90, welche gerade so wie meine Figg. 4, 5 und 8 orientirt ist, nämlich mit dem dorsalen Schnittrande nach rechts, correct angegeben; ja es ist darin sogar die ungleichmässige Vertheilung derselben in der dorsalen und ventralen Hälfte der Retina wenigstens angedeutet. Die Retinaspalte scheint ihm freilich entgangen zu sein. In der Fig. 91, welche, wie der Uebergang von der Retina zum Pigmentepithel der Costalregion beweist, dem dorsalen Schnittrande entspricht, sind die Beziehungen der Limitans- (seinen Stäbchen-) Zellen zu den Retinazellen nicht richtig ausgedrückt, in sofern er die Kerne der ersteren den vordern Abschnitten der letzteren eingelagert, statt zwischen ihnen vertheilt, darstellt; auch die Bemerkung des Textes, dass der Inhalt der Zellen fein längsstreifig gewesen sei, lässt auf eine ähnliche Auffassung schliessen. Ausserdem bemerkt er, dass es ihm zuweilen vorgekommen wäre, als ob diese Zellenschicht sich von der folgenden (den Cylinderzellen, d. h. unsern kernführenden Abschnitten der Retinazellen) scharf abgrenze, während in andern Fällen davon nichts zu bemerken gewesen wäre. Eine Pigmentirung der Zellen, wie Hensen sie beschreibt, namentlich um die Kerne herum habe ich nicht beobachtet. Der haarförmige Fortsatz, den er nach der Loslösung der „Stäbchen“ an ihnen sah, dürfte möglicherweise ein Stückchen Limitansfaser sein (l. c. pag. 216). Dass ich im Uebrigen seiner Meinung von der Homologie der Limitans des Heteropodenauges mit der des Cephalopodenauges völlig beistimme, ist wohl kaum hervorzuheben nothwendig.

Auch M. Schultze gedenkt, freilich nur sehr beiläufig, der Limitans; er sagt, nur (l. c. pag. 21): „Die Stäbchen sitzen in Reihen auf der homogenen Membran auf welche sie wie bei den Cephalopoden vom Glaskörper trennt, und auf welcher sich im abgelösten Zustande Spuren der Stäbchenreihen erkennen lassen“ — was er aber zeichnet, könnte man höchstens als Spuren der Limitansfasern gelten lassen; für die reihenartige Vertheilung der Stäbchen, wenigstens wie ich sie beschrieben, bietet seine Skizze keinen Anhaltspunkt.

5. Die Costalregionen.

Auch die Costalregionen des Auges, denen wir zum Schlusse noch einige Worte widmen wollen, bieten einige Eigenthümlichkeiten in ihrer Zusammensetzung, die das Gesammtbild des Heteropodenauges um einige nicht unwesentliche Züge vermehren helfen.

Die Costalregionen, in eine ventrale und dorsale zu scheiden, reichen (vgl. Fig. 4 Taf. I) von der Retina an nach vorn bis zu den mit den Buchstaben *c* und *c'* bezeichneten Punkten. Nur bis dahin können wir auch die hier zu beschreibenden Eigenthümlichkeiten verfolgen; noch weiter nach vorn nimmt die Augenwandung einen einfach epithelialen Charakter an, dem wir kein besonderes Interesse mehr abgewinnen können.

Der Uebergang von der Retina nach den beiderseitigen Costalregionen ist ein merklich verschiedener, wie Fig. 4 und 5, sowie die Abbildung bei Hensen (l. c. Taf. XXI Fig. 90) zeigt; während nämlich auf der ventralen Seite die Pigmentzone der Retina ohne besondere Krümmung in die der Costa übergeht, beschreibt sie auf der dorsalen einen ziemlich tief einspringenden Bogen, der zur Orientirung über die Lage eines Schnittes ebensowohl benutzt werden kann, wie z. B. die Retinaspalte.

Die Costalregionen setzen sich, abgesehen von der cuticularen Hüllhaut, zusammen aus dem Pigmentepithel, dann aus Nervenfasern, welche aus der Nervenfaserhülle um die Retina hervorgehen, und endlich aus eigenthümlichen grösseren und kleineren Zellen, die zwischen dem Pigmentepithel eingestreut sind, und mit den Nervenfasern wenigstens zum Theil in directem Zusammenhang stehen.

a) Das Pigmentepithel (*Pig. Ep.*, *Pig. Ep.'* Fig. 5, 8, 19) besteht aus langgezogenen Zellen, deren Inhalt im oberen, gegen den Glaskörper gerichteten Drittel etwa reichlich körniges, tief schwarzbraunes Pigment enthält. In nächster Nachbarschaft von der Retina sind sie in beiden Costalregionen stark in die Länge gezogen, so dass die untern zwei Drittel des Zellenkörpers sich fadenartig verdünnen. In der ventralen Costa behalten sie, wenn auch unter allmähliger Reduction ihrer Gesammtlänge, diese Schlankheit, soweit die Costalregion überhaupt reicht; die der dorsalen hingegen finden bald den Uebergang zur gewöhnlichen Prismenform des benachbarten Epithels (Fig. 5). Für dieses Pigmentepithel besonders charakteristisch ist aber die Configuration ihrer basalen Anheftungsstelle an die Cuticula. Ihre Basis zerfällt nämlich, ganz wie die der Retinazellen, in eine grössere Anzahl von fadenförmigen Ausläufern, Radiculae, die sich divergirend wie Wurzeln der Cuticula in-

seriren (*Rad.'* Fig. 19); freilich haben sie nicht erst ein Reticulum zu durchsetzen. Dies gilt besonders von der ventralen Costa, in der dorsalen scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen, doch sind sie da weit weniger entwickelt. Dies Verhalten scheint mir von besonderer Bedeutung zu sein, denn es thut dar, dass nicht jede Zelle, selbst wenn sie eine Retinazelle ist, nothwendig mit vielen Nervenfasern in Verbindung gedacht werden muss, wenn ihr Basaltheil in viele Ausläufer sich theilt. — Die Rolle des Pigmentepithels beruht natürlich mit in erster Linie auf seinem Pigmentgehalt, daneben aber auch auf einer Betheiligung an der Ausscheidung des Glaskörpers, der genau soweit nach unten reicht wie es selbst, und noch nach der Gerinnung durch Reagentien in charakteristischer Weise, die eine andere Deutung fast unmöglich macht, mit demselben in Zusammenhang bleibt (vgl. Fig. 5, 8, bei *Pig. Ep.'*).

b) Die Nervenfasern (*N. f.''* Fig. 5, 19) liegen in Bündeln beisammen, die sich mit Leichtigkeit bei ihrem Austritt aus der Nervenhülle der Retina verfolgen lassen. Sie sind nur schon beträchtlich dünner geworden, als namentlich im tiefern Theile der Retina, lassen aber sonst (optisch) keinen Unterschied gegenüber jenen erkennen. Zwischen den einzelnen Faserbündeln treten, gruppenweise vereinigt, die basalen Enden der Pigmentepithelzellen hindurch gegen die Cuticula.

c) Die oben erwähnten eigenthümlichen Zellen verdienen eigentlich einen besondern Namen, ich habe aber wegen Mangels an Anhaltspunkten dafür diese Taufe unterlassen. In beiden Costalregionen unterscheiden sie sich sehr wesentlich von einander; die der ventralen (Fig. 5, 19, *Z.*) sind viel grösser als die in der dorsalen (Fig. 5, *Z.'*), auch gestreckt kolbenförmig (viele erinnern hinsichtlich ihrer Form an *Epistylis*-Arten), während die der dorsalen eine mehr rundliche Gestalt besitzen. Ich habe nur die ventralen näher untersucht, von den dorsalen ein befriedigendes Bild zu erhalten ist mir leider trotz aller Sorgfalt nicht gelungen.

Jene ersteren bestehen aus einem granulirten, pigmentfreien Protoplasma mit grossem Kern; regelmässig ist darin, und zwar am freien Ende, eine grössere, (selten mehrere kleinere) rundliche, tropfenartige, homogene Sekretmasse von leicht gelblicher Farbe (an conservirtem Material) eingeschlossen. Die Zellen selbst erreichen mit ihren freien Enden das Niveau des Pigmentepithels nicht völlig, letzteres schlägt sozusagen über ihnen zusammen. Das Seltsame an ihnen ist aber ihre von mir in ganz unzweifelhafter Weise constatirte Verbindung mit Nervenfasern (Fig. 19), welche anzuerkennen ich mich so lange sträubte, bis schliesslich keine Wahl blieb, als das Paradoxe als solches hinzunehmen. Mehr als die Abbildung bietet, kann ich mit Worten auch nicht sagen: man sieht eben von den costalen Nervenstämmen bald da

bald dort eine Faser abbiegen, und sich ohne Grenze mit dem verjüngten Ende einer solchen kolbenförmigen Zelle vereinigen.

Wenn irgend eine von den in dieser Abhandlung mitgetheilten Angaben, so wird gerade diese sich darauf gefasst machen müssen, mit skeptischem Auge angesehen zu werden. Ich kann aber mit Dutzenden von Stellen in meinen Präparaten als Belegen für meine Behauptung dienen; ich möchte aber doch noch auf einen speciellen Punkt hinweisen. Nichts ist leichter zu constatiren, als der Uebergang von Nerven aus der retinalen Faserlage in die Costalregionen; ebenso, dass diese Nerven sich nicht weiter erstrecken, als diese Regionen selbst; drittens endlich, dass nur soweit die Nerven reichen, diese Zellen sich finden; und zuletzt noch, dass für eine Verbindung der Nerven mit andern Elementen nirgends die leiseste Andeutung sich fand, dagegen eben für diese Verbindung um so zahlreichere. Das dürfte von meiner Seite wohl genügen.

Für die dorsalen Zellen kann ich nicht gleich bestimmtes mittheilen. Es trifft nur auch für sie das Nebeneinandervorkommen der Zellen und Nerven, die Beschränkung beider auf den gleichen Bezirk zu; also gelten dort wahrscheinlich auch ähnliche Beziehungen zwischen ihnen wie hier. Gegenüber der starken Entwickelung der ventralen Zellen machen die dorsalen fast den Eindruck der Rückbildung, doch ist es natürlich schwer, eine solche Ansicht begründen zu wollen.

Die nächste Frage ist selbstverständlich die nach der Rolle, welche diese Zellen im Auge zu spielen haben; sie aber zu beantworten bin ich ausser Stande. Betrachten wir die Zellen für sich, ohne Rücksicht auf ihre Verbindung mit Nerven, so liegt keine Deutung näher, als die, sie für Drüsenzellen zu erklären, und ihr constanter Inhalt, der Sekrettropfen, scheint ein schwerwiegendes Argument für diese Auffassung zu sein. Frägt man aber, wozu ihre Sekretion bestimmt sein möge, so liegt es nahe, sowohl an den Glaskörper wie an die Linse zu denken. Von der Linse liegen indessen diese Zellen räumlich so weit entfernt, dass ich diese Auffassung aus diesem Grunde schon für eine wenig wahrscheinliche halten kann; dies würde aber nicht gegen ihre Betheiligung an der Abscheidung des Glaskörpers sprechen. Nun weisen aber alle Umstände darauf hin, dass diese Aufgabe auch zu denen des Pigmentepithels gehört; sollte etwa der Glaskörper aus zweierlei Substanzen verschiedener Herkunft gemischt sein? Alle diese Annahmen hätten eine grössere Wahrscheinlichkeit für sich, wenn nur die Nervenfasern nicht wären. Diese stammen augenscheinlich aus dem Opticus, was freilich noch nicht beweist, dass sie deshalb auch nothwendig Sinnesnerven sein müssten; es könnten ja dem Opticus selbst noch

immer trophische oder sonstige Nervenfasern beigemischt sein, die sich erst jenseits der Retina ungemengt fortsetzten. Den Fasern selbst aber eine sensorielle Bedeutung unterzulegen, würde immer schwierig zu rechtfertigen sein; mit der Lichtperception würde man wohl nicht weit kommen, da ja die Zellen selbst vom Pigmentepithel so gut wie völlig verdeckt sind; auch eine etwa supponirte Lichtentwickelung würde, beiläufig bemerkt, gegenüber diesem Umstande einen schweren Stand haben.

Betrachtet man bei obwaltender Sachlage, bei der Unwahrscheinlichkeit einer sensoriellen, bei der durch den Augenschein zwar nahegelegten, aber doch nur bedingten Wahrscheinlichkeit einer sekretorischen Function der fraglichen Zellen, die in sie eintretenden Nervenfasern als solche, welche die Sekretion anzuregen oder zu reguliren hätten, so haben wir unstreitig unser Vorstellungsvermögen unter den Zwang einer thatsächlichen Beobachtung gestellt, ohne als Aequivalent für diese Art von Sacrificium intellectus eine Erklärung gewonnen zu haben, die uns zu befriedigen geeignet ist. In der Mehrzahl der Fälle, wo wir die Sekretionen sei es unter dem erregenden, sei es unter dem regulirenden Einfluss der Nerven stehen sehen, können wir uns ein, wenn auch oft nur rohes Bild machen von den Zwecken, welche durch diesen auf dem Wege des Reflexes agirenden Zusammenhang erreicht werden sollen, und fühlen damit unser Causalitätsbedürfniss wenigstens für's Erste befriedigt. Hier aber weiss wenigstens ich keinen Ausweg, einen solchen zu suchen mag deshalb Andern überlassen werden.

Diese Zellen selbst scheinen bisher noch von Niemanden wahrgenommen worden zu sein. Hensen beschreibt die Costae ziemlich genau, ohne sie zu erwähnen; dagegen aber macht er die Bemerkung (l. c. pag. 216), dass die Nerven selbst sich noch über die Retina hinaus und unter die Costae zu erstrecken schienen, eine Beobachtung, die in Vorstehendem ihre Bestätigung und Ergänzung gefunden hat. —

Glaskörper und Linse liegen zwar nicht innerhalb des Eingangs entworfenen Programms meiner Arbeit; einige nachträgliche Bemerkungen zu demselben mögen aber hier noch ein Plätzchen finden. Beide sind auch hier im morphologischen Sinne völlig structurlos, denn die bei ersterem mehr oder weniger deutlich concentrische und etwa der Limitans parallele Schichtung wird man nicht als Structur in diesem Sinne deuten wollen. An der Linse sah ich davon nichts. — Während die Genese des Glaskörpers keinem Zweifel unterliegen kann, bleibt die der in allen Haupteigenschaften ihrer Substanz so nahe damit verwandten Linse noch immer ein der Lösung bedürftiges Räthsel: wir wissen noch nicht anzugeben, wie ein durch seine geome-

metrische Form, sowie durch seinen höheren Brechungsindex so präcis von ihm unterschiedenes, ziemlich vollständig von ihm umschlossenes Gebilde, das nur in einer relativ schmalen aequatorialen Zone der zelligen Augenwand genähert ist, in eben diesen charakteristischen Eigenschaften sich ausbilden kann.

Damit wäre ich mit meiner Schilderung des *Pterotrachea*-Auges zu Ende gekommen. Ich möchte nur noch, wie in der ersten dieser Abhandlungen, in kurzer Weise recapitulirend das Wichtigste meiner Resultate übersichtlich zusammenfassen, um eine Verwerthung derselben zur Vergleichung mit andern Augenformen zu erleichtern.

1. Bei den Heteropoden ist die Retina i. e. S. ebensowenig wie bei den Cephalopoden als eine aus histologisch differenten Schichten gebildete aufzufassen; sie besteht auch hier nur aus einer einzigen Zellenlage, deren einzelne Elemente aber in kernführende Abschnitte, in Stäbchensockel und in Stäbchen gegliedert sind. Die erstgenannten liegen ausserhalb, die beiden anderen innerhalb einer dünnen Grenzmembran.
2. Den gestreiften oder auch fibrillär zerklüfteten Inhalt des kernführenden Abschnittes der Retinazelle auf ein Zerfallen desselben in Nervenfasern zurückzuführen, liegt kein zureichender Grund vor; eher lässt sich die Streifung in Zusammenhang bringen mit der Bildung der sog. Radiculae, welche als wurzelartige Ausläufer die Retinazelle an der Cuticula zu fixiren bestimmt scheinen.
3. Die ebenfalls feinstreifigen Stäbchensockel sind Abschnitte von wechselnder Länge; diese Länge wird bestimmt durch die Höhe der Insertionsstelle derselben an den Stäbchen über der Grenzmembran.
4. Die Stäbchen sind, weil je eine Anzahl von Sockeln sich mit einem derselben in Verbindung setzen, wie die Rhabdome der Arthropoden und der Cephalopoden als zusammengesetzte Bildungen aufzufassen, und zwar in dem Sinne, dass jedes Einzelstäbchen seine Entstehung einer Anzahl von Retinazellen verdankt. Während aber die Componenten eines Rhabdoms neben einander gelagert sind, sind sie hier übereinander gereiht, und mit einem Längsrande frei, mit dem andern mit den zugehörigen Sockelenden verwachsen. Ihre Querstreifung lässt sich, im Gegensatz zu M. Schultze's Darstellung, auf eine relativ einfache blättrige Textur zurückführen.
5. Die Stäbchen sind in Längsreihen angeordnet (deren es bei *Pterotrachea* sechs sind), welche über die ganze Retina sich in annähernd parallelem Verlaufe erstrecken.

6. Die Retina ist ihrer ganzen Tiefe nach von einer Spalte durchsetzt, welche sie der Länge nach und den Stäbchenreihen parallel durchzieht, und sie in eine dorsale und ventrale Hälfte theilt. Auf die dorsale Hälfte kommen zwei, auf die ventrale vier Stäbchenreihen, von denen die ersteren den freien Rand ventralwärts, die letzteren dorsalwärts gerichtet haben.
7. Die Innervation der Retina erfolgt von einer Lage von Nervenfasern, welche zwischen. resp. unter den basalen Enden der Retinazellen verlaufen, und von denen je eine zu einer solchen Zelle, und zwar gerade an der Stelle, wo sie sich in die Radiculae zu spalten beginnt, tritt, um sich mit ihr zu vereinigen. Für eine mögliche Fortsetzung der Nervenfaser durch das Innere der Retinazelle nach Analogie des Verhaltens bei den Cephalopoden konnten vorläufig noch keine Anhaltspunkte gewonnen werden. — Ausser den Nervenfasern wurden noch in der dorsalen Retinahälfte gelegene kleine Ganglienzellen nachgewiesen.
8. Die structurlose, langgestreckte Membrana limitans, welche sich zwischen die vordern freien Stäbchenenden und den Glaskörper einschiebt, läuft an ihrer Stäbchenseite in Reihen feiner Fasern aus, welche sich zwischen den Stäbchenreihen in die Retina einsenken. Sie stehen mit höchster Wahrscheinlichkeit im Connex mit zelligen Elementen, die zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen eingelagert sind, und deren Vertheilung wenigstens in der ventralen Hälfte der Retina genau derjenigen der Fasern entspricht. Jene Zellen wären demnach wie bei den Cephalopoden als Bildungsherde für jene Fasern und damit auch für die Limitans selbst zu betrachten. — Ein weiteres die Retinazellen der Quere nach durchflechtendes Netz der Circulärfasern verdankt seinen Ursprung wahrscheinlich zelligen Elmenten, welche in die Retinaspalte eingelagert sind.
9. Die Nervenlage der Retina zieht noch über diese hinaus in das Pigmentepithel der sog. Costalregionen, wo sie bis zu bestimmten, durch Epithelvorsprünge charakterisirten Grenzen unter stetiger Abnahme verfolgt werden können. Auf der ventralen Seite des Auges wenigstens wurde ein Uebergang ihrer Fasern in grosse vom Pigmentepithel umschlossene Zellen nachgewiesen, was für ein analoges Verhalten auf der dorsalen Seite, wo jene Zellen nur viel kleiner vorkommen, spricht, wo aber der Nachweis nicht geführt werden konnte. Ob jenen Zellen die mögliche secretorische Bedeutung zugesprochen werden kann, ist vorläufig noch als undiscutirbar zu betrachten.

Es mag nun noch der Versuch gestattet sein, aus der beschriebenen Anordnung der percipirenden Elemente einen Rückschluss auf die Art und Weise der Wahrnehmung der Objecte zu machen, soweit eben lediglich anatomische Befunde zu solchen Schlüssen Berechtigung verleihen können. Dabei haben wir mit zweierlei Factoren zu rechnen: in erster Linie mit der Vertheilung der Perceptionselemente auf der Retina, und dann mit den Beziehungen der Stäbchen zu ihren Bildungszellen, mit denen sich die leitenden Nervenfasern in Verbindung setzen.

Während auf einer Netzhaut mit gleichmässig vertheilten, also auch in gleichen Abständen von einander sich haltenden Perceptionselementen es gleichgültig ist, in welcher Lage das Bild eines ausserhalb des Auges befindlichen ruhenden Objectes sich darauf projicirt, oder in welcher Richtung das Bild eines sich bewegenden Objectes über sie hingleitet, ergiebt ein Blick auf die Heteropodenretina, dass sowohl ihre Form wie die Vertheilung ihrer Stäbchen eine solche einfache Annahme nicht zulässig erscheinen lassen. Das unverhältnissmässige Uebergewicht ihrer Länge gegenüber der Breite, an sich, d. h. bei gleichmässiger Vertheilung auf die Gesammtfläche, weniger von Bedeutung, erhält eine recht grosse durch den Umstand, dass der Länge nach Hunderte von Stäbchen dicht nebeneinander gereiht stehen, der Quere nach aber nur sechs, und noch in relativ ansehnlichen Abständen von einander, sich finden. Ein linear geformtes Objekt, dessen Bild auf eine der Längsreihen projicirt wird, wird deshalb, wegen der fast continuirlichen Reihe Empfindung vermittelnder Einheiten, in seiner Totalität zur Wahrnehmung gelangen können; ein sich bewegender Körper, dessen Bahn auf einer solche Reihe der Länge nach zur Projection kommt, wird ebenfalls eine deutliche Spur derselben hinterlassen. Ganz anders bei einer Projection, resp. Bewegung senkrecht darauf, also der Breite der Retina nach. Hier wird der ruhende wie der bewegte Körper ungleich weniger empfindende Einheiten zu erregen vermögen, also wird auch eine ganz unverhältnissmässig geringere Bestimmtheit der Wahrnehmung die Folge davon sein.

Man wird unwillkürlich versucht, nach einem Zusammenhang dieser Anordnung der Perceptionselemente mit den Verhältnissen, unter denen unsere Thiere leben, sich umzusehen. Bekanntlich schwimmen die Heteropoden mit der Bauchseite nach oben in der Nähe des Meeresspiegels, an welchem sich in ruhigen Zeiten der „Auftrieb“, von dem sie leben, anzuhäufen pflegt. Bei der annähernden Parallelstellung ihres Augenhintergrundes mit der Niveaulinie der Meeresoberfläche liesse sich nun ohne besonderen Zwang annehmen, dass an der Oberfläche der See sich hin- und herbewegende Objecte sich gerade in der Richtung der Stäbchenreihen auf die Retina

projiciren, also in der günstigsten Richtung für die Pterotracheen, die ihre Beute erspähen. Thiere hingegen, die von unten nach oben zum Meeresspiegel aufsteigen, oder von demselben zur Tiefe zurückkehren, werden auf ihrer Bahn, wenn diese innerhalb des Sehfeldes eines Heteropoden fällt, weit weniger bestimmt wahrgenommen werden als jene, sind also auch weniger gefährdet. Ob die hier geäusserte Vermuthung, welche einen Zusammenhang zwischen dem Bau der Sehorgane und der Lebensweise der Thiere durch Anpassung der ersteren an die letztere aufzustellen sucht, sich als haltbar erweist, mag die Zukunft lehren; wer Gelegenheit hat, diese Thiere im Leben näher zu beobachten, wird vielleicht im Stande sein, darüber entscheidendes Material zu sammeln.

Als zweites der Erörterung bedürftiges Moment ist noch der Einfluss zu besprechen, welchen der Zusammenhang eines einzelnen Stäbchens mit einer Mehrzahl von Retinazellen und dadurch mit einer Mehrzahl von Nervenfasern auf den Vorgang der Perception auszuüben im Stande ist. Dass ein Heteropodenstäbchen trotz seiner Zusammensetzung doch in functioneller Hinsicht nur als eine Einheit aufzufassen ist, bedarf hier noch weniger eines Beweises, als es dessen für die Rhabdome bedurfte; hier ist es unter den gegenwärtig herrschenden Annahmen geradezu selbstverständlich, dass ein Lichtstrahl von qualitatv wie quantitativ bestimmtem Charakter, welcher ein solches Stäbchen seiner Länge nach durchsetzt, in jedem seiner Componenten die gleichen moleculären Veränderungen auslösen muss. Diese Veränderungen aber werden die zu jedem Abschnitte des Stäbchens gehörigen Retinazellen, und damit auch die in letzteren endigenden Nervenfasern wieder in gleicher Weise erregen, so dass also ein einziges Stäbchen in einer grössern Anzahl von Nervenfasern gleichartige Reize auslöst. Ob diese Reize für sich zu den centralen Nervencentren geleitet werden, oder vorher erst in eine gemeinsame Bahn zusammenströmen, ist für uns ein verschlossenes Gebiet, das ich gar nicht zu betreten wagte, wenn es mir nicht schiene, als ob eine Deutung der Ganglienzellen hinter der Retina vielleicht in diesem Sinne, sozusagen als Sammelstellen für centralwärts zu leitende gleichartige Reize, ein gewisses Recht auf eine Prüfung beanspruchen dürfte.

Zur Morphologie des Cephalophorenauges.

Versuchen wir nun, nachdem wir in Vorstehendem den Bau des Heteropodenauges kennen gelernt haben, die Beziehungen desselben zu den Sehorganen der übrigen Cephalophoren näher zu präcisiren, so ergeben sich trotz seiner Eigenthümlichkeiten eine Reihe von Anknüpfungspunkten nach zwei Richtungen hin. In erster Linie fällt seine Uebereinstimmung in seiner Gesammtarchitectur mit dem Gasteropodenauge in's Gewicht, und diese ist vor Allem bedingt durch die relative Einfacheit der Structur der lichtbrechenden Medien, namentlich der Linse. In der That ist der Bulbus eines Heteropoden, trotz seiner sowohl absoluten wie relativen Ueberlegenheit der Masse nach über das Schneckenauge, als Ganzes mit Leichtigkeit auf das letztere zurückzuführen, worüber wohl schwerlich eine Verschiedenheit der Ansichten existiren dürfte. — Betonen wir aber den Bau der Augenblase und ihrer Contenta im Einzelnen, so verschieben sich die Anknüpfungspunkte merklich nach einer andern Richtung hin; wir finden eine Reihe von Uebereinstimmungen, vor Allem in der Structur der Retina und ihrer Annexe, mit dem Auge der Cephalopoden, und so bietet uns das Heteropodenauge eine Art von Mittelform zwischen diesen beiden so weit von einander abliegenden, hinsichtlich der absoluten Höhe der Ausbildung so fast ganz und gar nicht vergleichbaren Formen des Sehorgans, was gewiss unser Interesse daran nicht verringern dürfte. Sagen wir demnach, dass das Heteropodenauge, ganz allgemein gesprochen, betrachtet werden kann als ein Schneckenauge, das hinsichtlich seiner Perceptionsfläche (der Retina) und deren Umgebung sozusagen bei den Cephalopoden eine Anleihe gemacht habe, so wird unsere nächste Aufgabe sein müssen, durch den Hinweis auf das beiden Gemeinsame unsere Aussage auch näher zu begründen.

An das Auge der Cephalopoden erinnert vor Allem das Vorkommen einer Membrana limitans, die als Decke über die Retina diese vom Glaskörper abtrennt. Aber nicht nur das Vorhandensein dieser Limitans ist zu betonen, sondern auch ihre Genese; wie bei den Cephalopoden verdankt sie ihren Ursprung besonderen, zwischen die Retinazellen vertheilten Zellen, welche, ebenfalls wie bei den Cephalopoden, ihren Leib in feine Fasern verlängern, oder, wenn man lieber will, feine Fasern ausscheiden, aus deren Zusammenfliessen eben jene Limitans hervorgeht.

Zweitens findet sich auch bei den Heteropoden eine Grenzmembran, welche, wie bei den Cephalopoden, die kernführende Region der Retinazellen scharf abtrennt von dem Theil, welcher den Stäbchen unmittelbar den Ursprung giebt. Grenz-

membran und Limitanszellen verhalten sich aber bei den beiden hier verglichenen Augenformen in sofern umgekehrt zu einander, als die letzteren bei den Cephalopoden auf der Stäbchenseite der Grenzmembran, bei den Heteropoden dagegen auf der Seite der kernführenden Abschnitte der Retinazellen gelegen sind.

Endlich wird gerade auch der Gliederung der Retinazellen in Zellkörper, Sockel und Stäbchen, trotz einer Reihe von Verschiedenheiten gegenüber den gleichnamigen Theilen der Cephalopoden-Retina, als einem Momente der Uebereinstimmung eine hervorragende Bedeutung zugeschrieben werden müssen.

Ich habe bei dieser Parallelisirung die Retina der Cephalopoden so aufgefasst, wie ich sie in der ersten dieser Abhandlungen dargestellt habe. Nun sind aber seit der Herausgabe derselben einige Arbeiten erschienen, die sich auf den gleichen Gegenstand beziehen, direct oder indirect Ansichten vertreten, die ich nicht theilen, und über die mich auszusprechen ich hier nicht umgehen kann.

Zunächst habe ich es hier mit Bütschli*) zu thun, der eine nur kurze Nachschrift einer Arbeit eines seiner Schüler (Hilger), welcher das Gasteropodenauge sehr eingehend studirt hat, folgen liess, in der auch meine Auffassung der Cephalopodenretina, z. Th. wenigstens, zur Sprache kömmt. Bütschli geht, und mit vollem Recht, von der Ansicht aus, dass die Retinae der Cephalopoden und Gasteropoden unter sich vergleichbar wären, und das Punctum saliens sieht er gleichfalls sehr richtig in der Zusammensetzung beider aus zweierlei Zellenformen. Freilich deuten wir diese Zellenformen sehr verschieden: während ich nur der einen sensorische Function, der andern aber die Aufgabe der Limitansbildung zuweise, glaubt Bütschli durch Hilger's Untersuchungen den Nachweis von der Natur als Sinnesepithel für beide Zellenformen der Schneckenretina geführt.

Prüfen wir diese Beweisführung aber etwas näher, so werden uns ihre Mängel nicht lange verborgen bleiben. Das Wichtigste daraus führt Bütschli in prägnanter Weise (l. c. pag. 373) vor; es gipfelt darin, „dass beide Zellsorten mit den Opticusfasern in Verbindung treten und dies sowohl wie der hervorgehobene Mangel einer Limitans nöthigt uns, die beiden Zellsorten hier für lichtempfindlich zu halten, oder doch wenigstens den pigmentfreien Stäbchenzellen die Lichtempfindlichkeit nicht abzusprechen“ etc. Aus diesen und einigen mehr untergeordneten Gründen (worunter die Ansicht, dass die lichtempfindlichen Zellen, so weit unsere Erfahrungen reichen, doch gewöhnlich kein intensiv gefärbtes dunkles Pigment führen sollen, sicher recht

*) Morphologisches Jahrbuch. X 1885. pag. 372—375.

unglücklich und nur auf einen lapsus memoriae zurückzuführen ist) erscheint ihm meine Deutung der Limitanszellen als „noch ein wenig unsicher“ und er glaubt, „dass die Vergleichbarkeit der Retinabildung der beiden Abtheilungen eine viel innigere würde, wenn weitere Untersuchungen ergäben, dass die sog. Limitanszellen in die Categorie der Sinneszellen gehörten“.

Das ist gewiss richtig, aber erst muss eben dieser Nachweis geführt sein, und den Versuch darf ich wohl in Ruhe abwarten. Sollte es aber nicht möglich sein, die morphologische Uebereinstimmung auch noch auf einem andern Wege herzustellen, nämlich durch den Nachweis, dass auch in der Retina der Gasteropoden nur eine Form von Sinneszellen vorkommt, die andere Form aber in die Categorie der Limitanszellen sich einreihen lässt? An diese Möglichkeit, die ja auch ein befriedigendes Resultat in Aussicht stellt, scheint Bütschli gar nicht gedacht zu haben: liegt sie denn so weit ab? Woher stammt denn im Gasteropodenauge der sog. Glaskörper, die Linse, deren Genese weder Hilger noch Bütschli mit einem Worte gedenken? Offenbar hat die (von mir nicht im geringsten beanstandete) Beobachtung der Auflösung der Basen in eine Anzahl feiner Fasern in beiden Zellformen, die ohne weitere Prüfung als ein genügender Beweis für den Zusammenhang derselben mit den Opticusfasern angesehen wurde, so sehr den Ausschlag gegeben, dass eine andere Möglichkeit gar nicht in's Auge gefasst wurde. Wie ich diese Interpretation betrachten muss, ergiebt sich aus den in der vorliegenden Arbeit gegebenen Mittheilungen fast von selber: ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass jene zahlreichen Zellenausläufer eben auch nur Radiculae sind, wie im Heteropodenauge, und dass der wahre Zusammenhang zwischen Opticusfaser und der einen der beiden Zellenformen als ausschliesslicher Sinneszelle erst noch gefunden werden soll.

Legt man diesem Einwande vielleicht der noch ausstehenden vollen Begründung wegen auch weniger Gewicht bei, so kommt uns aber noch ein sehr positives Argument zu Hülfe, das die zweite der fraglichen Zellenformen ihres Charakters als Sinneszellen zu entkleiden und sie den Limitanszellen anzunähern im Stande ist. Dieses Argument entnehme ich der Untersuchungsreihe eines unparteiischen Dritten, der nicht pro domo zu reden in den Verdacht kommen kann, nämlich der Arbeit von J. Carrière über die Sehorgane der Thiere, der wir Eingangs schon gedacht haben. Seine Darstellung des Gasteropodenauges, mit der er das Buch eröffnet, geht zwar nicht so tief wie die von Hilger in die Verhältnisse des äussern Endes der Retinazellen, resp. die Innervation derselben, ein, scheint mir aber nach meinen eigenen Erfahrungen sonst in allen wesentlichen Punkten das Richtige getroffen zu haben.

Namentlich hat er die Verschiedenheit der beiderlei Zellformen richtig erkannt, und führt sie auf ihren letzten Ursprung, auf das Körperepithel, zurück, wo sie schon ausgeprägt ist. Seine Stäbchenzellen sind mit Hilger's Pigmentzellen identisch, und sie spricht er mit Recht als alleinige Träger der Sinnesfunction an, während er die Sekretzellen (Hilger's Stäbchenzellen) mit der Ausscheidung des Augeninhaltes, sei dieser nun Glaskörper mit oder ohne Linse (Carrière fasst beide unter der Bezeichnung „Gallertkörper" zusammen) betraut. Durch den Nachweis der Uebereinstimmung in der Anordnung pigmentirter um unpigmentirte Zellen im Integument, von denen die letzteren Drüsenzellen sind, und ebenso im Innern des Auges, wo die Sinneszellen kranzförmig die Sekretzellen umgeben, gewinnen wir hier ein so einfaches, übersichtliches und nach allen Richtungen hin befriedigendes Bild von dem Werden eines Sinnesorganes aus seinem Mutterboden, von dem es nur eine zu specieller Leistung bestimmte, bald blos grubig eingestülpte, bald blasenartig abgeschnürte Parcelle ist, wie wir es sonst in der Thierreihe so bald nicht wiederfinden dürften. Dass ich einer solchen Darstellung weitaus den Vorzug geben muss vor der Hilger-Bütschli'schen, die ich durch jene als widerlegt betrachte, liegt auf der Hand; sie vermittelt uns in völlig ungezwungener Weise den innigen Anschluss der Retinae der Cephalopoden und Gasteropoden aneinander, den Bütschli auf dem falschen Wege suchte. Doch sind zu dieser Vermittelung noch einige allgemeinere Betrachtungen nöthig, zu denen ich gleich gelangen werde.

Zunächst habe ich noch der Darstellung, welche J. Carrière in seinem Buche nach eigenen Untersuchungen von der Retina der Cephalopoden entwirft (l. c. pag. 36 u. f.), mit einigen Worten zu gedenken. Mit dieser ist er entschieden nicht so glücklich gewesen, wie mit derjenigen der Gasteropoden. Erst nach Abschluss der seinigen sind ihm meine Untersuchungen darüber bekannt geworden, und er hat, wie er sagt, die letzteren nur deshalb nicht einfach an die Stelle der seinigen gesetzt, weil sie sich in einem Punkte nicht mit den Anschauungen deckten, zu welchen er durch die Untersuchung der von mir nicht berücksichtigten Genera *Loligo* und *Sepiola* gelangt war. Ich selbst finde freilich in fast allen Punkten, nicht nur in einem, unversöhnliche Dissonanzen zwischen seinen und meinen Ansichten; ich kann sie aber nicht allein auf den Umstand zurückführen, dass er und ich verschiedene Genera studirt haben. Mir sind jene Bilder wie sie Carrière auf pag. 38 giebt, sehr wohl bekannt; ich weiss aber auch, dass sie lediglich an schlecht conservirtem Materiale zu erhalten sind, und das war ja auch der Hauptgrund, warum meine eigenen Untersuchungen sich auf so wenige Formen beschränken mussten, wo mir das Material wirklich Aus-

sicht auf Erfolg versprach. Jedenfalls wird mir Carrière zugestehen müssen, wenn er meine Resultate einer unbefangenen Prüfung unterwirft, dass sie sich weit besser mit seinen an den Gasteropoden gewonnenen Ansichten in Einklang bringen lassen, als es ihm bei seiner Auffassung der Cephalopodenretina gelingen dürfte; namentlich wenn man die Limitanszellen nur als etwas modificirte „Sekretzellen" betrachtet.

Die hiermit abgeschlossene Digression führt uns trotz ihres theilweise persönlichen Inhalts schon merklich in den Gedankengang ein, den der nachfolgende Versuch einer morphologischen Verknüpfung der verschiedenen Augenformen der cephalophoren Weichthiere ausführen soll. Auf den ersten Anblick scheint ein solcher Versuch wenig Aussichten zu bieten: von einer einfachen grubenförmigen, mit Pigment versehenen Einziehung der Oberhaut, wie sie z. B. eine *Patella* als Auge zeigt, bis zu dem mit dem Wirbelthierauge an Complication rivalisirenden Sehorgan eines dibranchiaten Cephalopoden ist anscheinend ein unermesslicher Sprung. Aber die Entwickelungsgeschichte und eine richtige Interpretation der anatomischen Thatsachen überbrücken die Kluft dennoch. Einzelne Lücken in der ersteren, wie sie z. Z. noch für das Heteropodenauge existiren, dürfen uns deshalb nicht von dem Versuche zurückschrecken; wir kennen nunmehr seinen Bau wenigstens leidlich genug, um ihm keinen Weg für seine Genese zutrauen zu müssen, der in irgend einer nennenswerthen Weise abseits führte von dem, welchen wir für unsern Zweck reichlich genügend für die nächsten Verwandten, die Gasteropoden und Cephalopoden, vorliegen sehen. Diese Entwickelungsvorgänge, die von der einfachen Einstülpung ausgehende, und nach complicirten Vorgängen mit dem Cephalopodenauge endigende Reihe unter sich vergleichbarer Processe darf ich wohl auch bei dem mit dem Gegenstande nicht ganz speciell Vertrauten als bekannt voraussetzen; sie demonstriren zur Evidenz die Identität der Grundlage, die typische Uebereinstimmung des Cephalophorenauges. Wer sich davon überzeugen will, wie weit diese geht, werfe nur einen Blick auf ein normal entwickeltes Schneckenauge und auf ein eben geschlossenes, mit der ersten Anlage der Linse (die zum innern Segment der fertigen Linse wird) ausgerüstetes Auge eines dibranchiaten Cephalopodenembryo.

Aber neben dieser Uebereinstimmung in den grossen Grundzügen der Organisation laufen eine Anzahl von Differenzen im Einzelnen her, die jene wieder aufzuheben scheinen. Ich möchte in der That den bisherigen, gewiss unbefriedigenden Zustand der morphologischen Auffassung des Cephalophorenauges, wie er in den gebräuchlichen Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie seinen Ausdruck

findet, lediglich darauf zurückführen, dass man vor lauter einzelnen Divergenzen das Gemeinsame übersah, und sich in dem Détail verlor, dem man eine Bedeutung zuschrieb, die es, wie ich nun zu zeigen versuchen werde, nicht beanspruchen kann.

Bei der später zum Auge sich ausbildenden Einstülpung der Haut eines Cephalophoren gehen zweierlei Elemente in die Bildung derselben ein, die anfänglich für unsere optischen Hülfsmittel sich nicht auseinanderhalten lassen, später aber sowohl morphologisch wie functionell sich scharf von einander sondern. Die erste der Formen ist dazu bestimmt, den physiologisch bedeutsamsten Theil des Auges zu bilden, die Retina, deren Elemente wohl in den verschiedenen Sehorganen mannigfaltige Modificationen erleiden können, über deren morphologische Gleichwerthigkeit indessen sich trotzdem schwerlich eine Verschiedenheit der Ansicht geltend machen lässt. Anders sieht es mit der zweiten Categorie aus, deren Functionen sich nicht als so einheitliche darstellen, und deren Habitus in Folge davon auch ein äusserst variabler ist. Einen bedeutsamen Fortschritt in der richtigen Würdigung ihrer functionellen wie morphologischen Stellung sehe ich in der oben schon besprochenen Auffassung, welche J. Carrière für sie vertritt, doch ist er meines Erachtens auf halbem Wege stehen geblieben. Seine „Sekretzellen" des Gasteropodenauges, denn um diese handelt es sich hier, gehören nicht nur den Gasteropoden unter den cephalophoren Mollusken an, sondern sie finden sich auch bei den Heteropoden und Cephalopoden wieder, bei letzteren aber in einer Reihe von eigenartigen Modificationen. Während J. Carrière ihre sichtbaren Leistungen im Gasteropodenauge noch mit einem einzigen Ausdruck („Gallertkörper") zusammenzufassen wagen durfte, obschon häufig genug auch bei diesem schon eine Differenzirung in zwei verschiedene Theile vorkommt, die man herkömmlicher Weise als „Glaskörper" und „Linse" auseinander zu halten pflegt, decken sich namentlich bei den Cephalopoden ihre Function und ihr Produkt nicht mehr so innig mit jenen Namen, dass ich sie auch dafür noch für verwerthbar halten könnte. Ich möchte deshalb für diese Zellen den Namen Emplem-Zellen, und für ihr Produkt den Namen Emplema oder Emplem*) in Vorschlag bringen, die sich beide mit meinen Vorstellungen von ihnen besser in Einklang bringen lassen.

Unter Emplemzellen im Auge der Cephalophoren verstehe ich alle irgend epithelialen Zellen, welche nicht notorisch als Sinnesepithel anzu-

*) Abgeleitet von *ἐμπίπλημι* (anfüllen, *το πλῆσμα, πλῖμα*, die Ausfüllungsmasse, das was anfüllt etc.).

sehen sind; ich schliesse also nur die eigentlichen Retinazellen, soweit sie als stäbchenbildende Perceptionseinheiten fungiren, von ihnen aus. Unter Emplem verstehe ich in Consequenz davon alle von den Emplemzellen gelieferten Producte, welche im Innern des Auges auftreten, und ohne Rücksicht darauf, ob diese Producte flüssig, gallertartig oder fest, ob sie geformt oder ungeformt sich darstellen.

Die hier vorgeschlagene Benennung verfolgt in erster Linie den Zweck, das allen Formen des Emplems Gemeinsame in den Vordergrund treten zu lassen gegenüber den Verschiedenheiten, die in den einzelnen Augenformen sowohl, als in den verschiedenen Regionen eines und desselben Auges auftreten können, und diese so als nur secundäre, mehr untergeordnete Phänomene zu bezeichnen. Auf eine Beseitigung der andern üblichen Termini hommt es dabei keineswegs an, ebensowenig wie die Aufstellung eines besonderen Classennamens im System die Namen der Ordnungen, Familien etc. überflüssig machen will.

Wie ich mir die Sache denke, werden folgende Ausführungen näher klar machen.

In den Augen der Gasteropoden ist das Emplem sehr einfach und wenig differenzirt, vor Allem ohne geformte Elemente. Bald erfüllt es die Augenblase nur als eine structurlose, überall gleichartige gallertige Masse („Glas- oder Gallertkörper“), bald scheidet sich in dieser noch eine ebenfalls structurlose, aber von der Grundmasse mehr oder weniger sich abgrenzende sphäroidale, auch durch ihre stärkere Consistenz wie durch höheren Brechungsindex auffallende Linse aus. — Dem entsprechend sind auch die Emplemzellen nur wenig differenzirt; als solche dürfen wir wohl das sog. innere Corneaepithel, und dann die zwischen den Retinaelementen eingestreuten „Sekretzellen“ (J. Carrière) oder „Stäbchenzellen“ (Hilger-Bütschli) in Anspruch nehmen.

Etwas höher complicirt erscheint das Emplem des Heteropodenauges. Auch hier wird zwar die Hauptmasse desselben gebildet von einer gallertartigen Substanz, dem structurlosen „Glaskörper“, aber eine bedeutende Entwickelung erreicht in, oder besser gesagt, vor diesem die Linse, die ebenfalls noch, wie bei den Gasteropoden, structurlos ist, d. h. nicht aus geformten Elementen besteht. Zu den genannten unter den Begriff des Emplema fallenden Bestandtheilen kommt nun aber noch ein neuer, den Gasteropoden soviel wir wenigstens wissen noch fehlender hinzu: die Limitans, entstanden aus Fasern, welche zwar in der fertigen Limitans selbst als solche nicht mehr nachweisbar sind, die aber wohl als Fäden von den zwischen den Retinazellen

eingestreuten Emplemzellen (Limitanszellen) zur Limitans hin verfolgt werden können. Im Uebrigen verhält sich die Limitans zum amorphen Glaskörper etwa wie die Linse: sie besitzt wie letztere eine bestimmt abgegrenzte selbständige Form und einen besonderen Brechungsindex. Mit dem Auftreten dieses neuen Differenzirungsproduktes des Emplems treten auch weitere Differenzirungen der Emplemzellen auf; ausser dem Cornea- und dem Pigmentepithel kommen die sehr wesentlich in ihrem Habitus abweichenden Limitanszellen zur Geltung, die hier allein sich in die Retina hinein erstrecken; eine weitere Form würden noch die oben beschriebenen räthselhaften Zellen darstellen, wenn es gelänge, ihre Function als Sekretzellen über jeden Zweifel hinaus sicher zu stellen.

Die grösste Differenzirung zeigt das Emplem aber, wenn wir von *Nautilus* absehen, bei den Cephalopoden. Hier finden wir neben dem gallertigen oder fast wasserflüssigen Glaskörper, welchen das Cephalopodenauge mit dem der Gasteropoden und Heteropoden, sowie neben der aus Fasern entstehenden Limitans, welche es blos mit dem letzteren gemeinsam hat, auch eine Linse, welche nicht nur aus Fasern entsteht wie die Limitans, sondern auch diese Entstehung aus geformten Elementen zeitlebens erkennen lässt. Ich betrachte demnach auch die Zellen des Corpus epitheliale, denen die Ausscheidung der Linsenfasern obliegt, nur als Emplemzellen, morphologisch und (wenigstens generell) physiologisch gleichwerthig einerseits den Zellen des Pigmentepithels (zwischen Linsenrand und Retina), welche den Glaskörper, andrerseits den Limitanszellen, welche die Limitans liefern — aber ebenso auch gleichwerthig mit den „Secretzellen“ im Auge der Gasteropoden, welche nur einen „Gallertkörper“, eventuell auch eine linsenartige Concretion in diesem zu liefern bestimmt sind.

Nun besteht aber die Linse des Cephalopodenauges aus zwei Segmenten, von denen nur das innere innerhalb der dem Gasteropodenauge in toto vergleichbaren (primären) Augenblase seinen Ursprung hat, das äussere aber eine Neubildung sui generis, eine Art von accessorischer Auflagerung darstellt. Als Emplem in des Wortes engster Bedeutung können wir demnach, streng genommen, dieses äussere, resp. vordere Linsensegment füglich nicht mehr bezeichnen, trotzdem der Bildungsmodus mit dem des innern Segmentes in allen Einzelheiten sonst absolut identisch ist. Bei rigoroser Auffassung würde es also gestattet sein, das äussere Segment als etwas von dem innern Verschiedenes durch eine besondere Bezeichnung, etwa Epiplem, besonders abzutrennen, obgleich ich, offen gestanden, Zweifel an der Nothwendigkeit einer solchen speciellen Bezeichnung als durchaus berechtigte gerne anerkenne.

Dass bei *Nautilus* das Emplem eine sehr geringfügige Rolle spielt, mag hier noch flüchtig erwähnt werden. Ob im Leben das Thier eine Art von Glaskörper in seiner mit der Aussenwelt communicirenden Augenkammer hat, ist m. W. noch nicht constatirt. Wenn meine in der frühern Abhandlung versuchte Deutung auf Richtigkeit Anspruch machen kann, was zu entscheiden die Aufgabe späterer Untersuchungen sein dürfte, so würde sich vielleicht das ganze Emplem bei *Nautilus* auf die Limitans beschränken.

Wenn meine hier dargelegte Ansicht von der Natur des Augeninhaltes, also wesentlich des dioptrischen Apparates des Auges der Cephalophoren, Zweifeln oder Bedenken begegnen sollte, so dürften diese wohl weniger aus der Natur der so verschiedenartig constituirten Sekrete, die ich als Emplem zusammenfasse, ihre Nahrung ziehen, sondern wohl eher aus dem an verschiedenen Stellen recht verschiedenen Habitus der Emplemzellen. Diese bieten in der That bei den hier in Betracht kommenden Thierclassen ebenso bedeutsame Formverschiedenheiten dar, wenn man z. B. die an correspondirenden Stellen verschiedener Augen vorkommenden, also am ehesten zur Vergleichung unter sich auffordernden Elemente zusammenstellt, als wenn man die Emplemzellen von verschiedenen Stellen eines und desselben höher differenzirten Auges mit einander vergleicht. Aber mag die Vergleichung in dieser oder in jener Richtung geschehen, die Gemeinsamkeit der Function ist ebensowohl vorhanden, wie die Gemeinsamkeit des Ausgangspunktes der verschiedenen Zellenformen. Die von den einzelnen Zellcategorien gelieferten Sekrete werden unter sich wohl gewisse chemische Verschiedenheiten aufweisen, wie sie sich auch physikalisch hinsichtlich ihrer Consistenz von einander unterscheiden; von letzterer hängt es ja ab, ob das Produkt der einzelnen Zelle eine gewisse dauernde Selbständigkeit behält (wie bei den Fäden der Zellen des Corpus epitheliale der Cephalopoden, die als Linsenfasern persistiren), oder ob es mit dem der Nachbarzellen sich vermischt oder verschmilzt (z. B. zum gallertigen Glaskörper), — diese Unterschiede sind aber, wie ich wenigstens glaube, nicht wesentlichere, als der zwischen dem flüssigen Urin der Säugethiere und dem breiigen der Vögel. Aber auch hinsichtlich der Differenzen der Form- und Grössenverhältnisse der Emplemzellen dürften nur aus diesen selbst hergeleitete Einwendungen, wie ich glaube, kaum allzuschwer in's Gewicht fallen, namentlich dann nicht, wenn man noch zugiebt, dass deren Form und Inhalt nicht nur durch ihre sekretorische Hauptfunktion, sondern auch noch durch accessorische Nebenfunktionen (z. B. Abblendung des seitlich einfallenden Lichtes und dgl.) mit bestimmt wird. So sind z. B. die Zellen der Augenblase der Gasteropoden, welche

die Einstülpungsöffnung verschliessen (das sog. innere Corneaepithel), völlig klar und durchsichtig; ob und wieviel sie zu der Absonderung des Emplems beitragen, lässt sich freilich z. Z. noch kaum bestimmen; ebenso scheinen die zwischen die Retinaelemente eingestreuten Emplemzellen allgemein pigmentfrei zu sein. Aber bei den Heteropoden sind die seitlich hinter dem Cornearand folgenden Mantelflächen des Augenkörpers von Epithelien von verschiedener Form und Grösse, die theils pigmentirt, theils pigmentfrei sind, der Hauptsache nach gebildet, ohne dass wir nach unseren anatomischen Untersuchungen daraus eine Verschiedenheit in ihrer Betheiligung an der Ausscheidung des Glaskörpers herzuleiten im Stande wären. Auch die Limitanszellen dieser Thiere treten wieder ganz anders auf mit ihrem auf's Aeusserste verschmächtigten Körper, und jedenfalls führen sie, wenn überhaupt, doch sicher in der Umgebung der Kerne keinen Farbstoff. — Am weitesten aber gehen die Emplemzellen hinsichtlich ihrer Formverhältnisse auseinander bei den Cephalopoden; die zur Bildung der Linse bestimmten haben eine überraschende Aehnlichkeit mit Ganglienzellen, wofür sie ja auch vor noch gar nicht so langer Zeit einmal ausgegeben wurden; auf diese folgt nach innen bis zum Retinarand als recht grosser Gegensatz dazu eine ringförmige Zone, bedeckt mit einem ganz normal gestalteten Pigmentepithel, welches den Glaskörper auszuscheiden hat, und zwischen den Retinazellen eingestreut liegen, wieder abweichend genug gebaut, die minimalen Limitanszellen, für die das bei Gelegenheit der Heteropoden Gesagte im Wesentlichen ebenfalls Geltung behält. Aber, ich wiederhole es, trotz all dieser grossen Verschiedenheit in ihrer Erscheinungsweise und der geringfügigeren hinsichtlich ihrer Hauptfunktion halte ich diese sämmtlichen Elemente nur für specielle Modificationen einer einzigen Urform, einer einzelligen Drüse.

Für die eigentlich sensorischen Zellen der Retina wird, trotzdem ihre Formverschiedenheit in den Augen der drei Classen ebenfalls eine nicht unbeträchtliche ist, durch das Einheitliche ihrer Function wohl von vornherein ein jeder Zweifel auch an ihrer morphologischen Vergleichbarkeit unter sich als ausgeschlossen betrachtet werden dürfen. Ob wir in der weiten Reihe der fraglichen Augenformen diejenige Substanz, in deren moleculäre Veränderung unter dem Einflusse des Lichtes wir die erste Etappe für das Zustandekommen der subjectiven Lichtempfindung verlegen, vom Zellenleib in Gestalt eines Stäbchens gesondert erblicken, oder nicht; ob dieses Stäbchen durch einen differenzirten Abschnitt des Zellenkörpers (Sockel) getragen wird, oder ihm ohne eine solche Vermittelung aufsitzt; ob die Stäbchen für sich isolirt bleiben, oder in Form von Rhabdomen sich seitlich an einander, oder aber

wie bei den Heteropoden sich über einander zusammenfügen; ob endlich ihre Substanz mehr homogen, oder in Plättchen zerfallen ist — das Alles übt auf unser Urtheil in diesem Sinne keinen Einfluss. Diese Verhältnisse mögen von grösster Bedeutung für das Quantum und den Modus der Leistung sein, für das Quale derselben sprechen sie ebensowenig mit, wie sie für die morphologische Deutung als Derivate von einer einzigen Urform in Betracht kommen. Wenn wir hier für die physiologisch in erster Reihe stehenden Bausteine des Sehorgans eine Homotypie als selbstverständliche Concession an die morphologische Auffassung voraussetzen, warum sollte eine gleichartige Homotypie der Elemente zweiten Ranges, wie sie oben ausführlich motivirt wurde, nicht ebensogut unsern morphologischen Anschauungen einverleibt werden können?

Von besonderem Interesse ist es übrigens noch, dass der Begriff der Emplemzellen auch noch ausserhalb des Typus der Weichthiere der Verwendung fähig ist. Ich denke hierbei an das von Carrière nachgewiesene Vorkommen derselben in den Augen der Chaetopoden, wo sowohl ihre Anordnung, wie ihr Verhalten zu Glaskörper und Linse (Emplem) ganz dasselbe zu sein scheint, wie bei den Cephalophoren. Ich darf hier wohl die Bemerkung einfügen, dass ich sie auch im Auge der Alciopiden beobachtet habe, wo sie sowohl Carrière, als seinen Vorgängern (Greef, V. Graber) entgangen waren. Sie sind übrigens nicht allzureichlich in ihnen enthalten. Indessen dürfte es vorläufig doch wohl noch gerathen sein, die Homologie zwischen ihnen und denen der Cephalophoren nicht allzu nachdrücklich zu betonen.

Auch an die Darstellung vom Baue der Seitenaugen der Scorpione, wie sie E. Ray Lankester und Bourne*) gegeben haben, wird man unwillkürlich erinnert. Während bei den centralen Hauptaugen dieser Thiere die Zellen des Glaskörpers, welche die Cornealinse als Cuticularbildung ausscheiden, bekanntlich zwischen Linse und Retina für sich ein abgeschlossenes Stratum bilden, sind in den Seitenaugen die Zellen des Glaskörpers und die Retinaelemente, ganz wie die Emplem- und Retinazellen der Gasteropoden und Chaetopoden, unter einander gemischt, und bilden zusammen eine einzige Zellenlage. Aber die ununterbrochene Continuität der Cuticularlinse mit der allgemeinen Leibescuticula bei den Scorpionen bildet ein Moment, das eine scharfe Auseinanderhaltung erforderlich macht.

---

*) E. Ray Lankester and A. G. Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus; in: Quarterly Journ. of Mikr. Sc. Vol. XXIII. New. Ser. 1883. pag. 177 u. ff. Taf. X—XII.

Da ich gerade die Scorpione berührt habe, so möge mir noch eine Schlussbemerkung verstattet sein, welche das Verhältniss des Arthropodenstemma zum Facettenauge angeht. Auch Bütschli hat in seiner schon citirten Nachschrift zu Hilger's Aufsatz (l. c. p. 374—375) seine Zustimmung zu der Ansicht von Ray Lankester und Bourne ausgesprochen, wonach das Facettenauge nicht durch Aggregation von zahlreichen Einzelaugen, sondern umgekehrt durch Segregation einer anfänglich gleichförmig beschaffenen Retina in Einzelaugen hervorgegangen zu denken wäre. Er beruft sich dabei auf die Phyllopoden, deren Augen allein in der Retina eine Zusammensetzung aufweisen, an welcher die Cornea nicht participirt, und betont dabei das (palaeontologische) Alter derselben; auch werden die Gruppenbildungen der Retina-Elemente des Schneckenauges herbeigezogen, um die Möglichkeit einer solchen Segregation zu versinnlichen. Dass diese Argumente soviel Gewicht haben sollen, wie Bütschli anzunehmen scheint, möchte ich vor Allem aus dem Grunde bestreiten, weil keines derselben die eigentliche Hauptschwierigkeit auch nur streift, geschweige denn beseitigt. Eine Umwandlung eines einfachen Auges mit concaver Retina und convexer Cornealinse setzt doch schon das Vorhandensein beider Bestandtheile voraus, und nicht minder das Vorhandensein selbst auch wieder das Functioniren derselben in ganz bestimmter Weise (durch Bildprojection nach dem Princip der Camera obscura). Eine Zerfällung eines solchen einheitlichen Sehorgans in eine grössere Anzahl von subordinirten Einzelaugen lässt sich zwar ganz leicht hypothetisch aussprechen, so lange man vergisst, dass das daraus resultirende Gesammtauge in ganz anderer Weise (nach dem Princip der Isolation) zu functioniren bestimmt ist; sie lässt sich aber um so schwerer in ihrem Hergang vorstellen, wenn man sich die ganz naturgemässe und deshalb nicht abzuweisende Bedingung gefallen lassen muss, dass das Organ während seines Umbaues seine Leistungsfähigkeit nicht grösstentheils oder ganz einbüssen soll. So lange daher nicht ein Modus angegeben wird, nach welchem ein solcher Umformungsprocess vereinbar ist mit der ungeschwächten Leistungsfähigkeit eines schon recht entwickelten Organes, kann meiner Ansicht nach jene Annahme, zu der nun auch Bütschli sich bekennt, nicht Anspruch darauf erheben, als eine natürlichere Lösung betrachtet zu werden, denn sie fügt zu den schon vorhandenen Schwierigkeiten nur noch eine neue, und, wie ich fast glauben möchte, eine unüberwindliche hinzu.

Da die Gruppirung der Retina-Elemente der Gasteropoden ihren zureichenden Grund in der entsprechenden Vertheilung der analogen Zellen der Epidermis dieser

Thiere hat, werden wir ihr hoffentlich nicht wieder als Argument für die Zusammenhänge der Stemmata und Facettenaugen der Arthropoden begegnen.

Ein von Carrière (l. c. pag. 188, 189) herrührender, auf unstreitig rationellerer Basis (den embryologischen Vorgängen) stehender Versuch, die Controverse zu lösen, dürfte bei genügender Vermehrung des thatsächlichen Materiales wohl mehr Aussicht haben, zur Klärung beizutragen; doch ist hier nicht der Ort, näher darauf einzugehen.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. I und II.

A. Erklärung einiger öfters wiederkehrenden Bezeichnungen.

V., D. = Ventrale, dorsale Seite des Auges.
G. K. = Glaskörper desselben.
Pig. E., Pig. E.' = Pigmentepithel der ventralen und dorsalen Seite.
Lim. = Membrana limitans s. homogenea.
Lim. f. = Limitansfasern.
Lim. Z. = Limitanszellen.
R. Z. = Kernführender Abschnitt der Retinazellen.
Sck. = Stäbchensockel.
St. = Stäbchen, deren Reihen durch die Ziffern *1—6* bezeichnet sind.
R. Sp. = Retinaspalte.
Gr. = Grenzmembran.
C. F. = Circulärfasern.
Ca. = Carina des Auges.
C. = Cuticuläre Hüllhaut desselben.
M. retr. = Dorsaler musculus retractor.
N. f. = Nervenfaserlage der Retina.
N. f.' = Einzelne Fasern derselben bei ihrem Eintritt in die Retinazelle.
N. f.'' = Fortsetzung der Nervenbündel in die Costalregionen.
Retic. = Reticulum.
Rad. = Radiculae der Retinazellen.
Rad.' = Radiculae des (ventralen) Pigmentepithels.
Gang. = Ganglienzellen der Retina.
Z., Z.' = Zellen unbekannter Bedeutung in der ventralen und dorsalen Costalregion.
N. op. = Nervus opticus.
Co., Co.' = Cornea, resp. deren Fragmente.

B. Erklärung der Figuren.

Taf. I.

Fig. 1—3. Ansichten eines l i n k e n Auges von *Pterotrachea coronata* bei ganz schwacher Vergrösserung. Fig. 1. Ansicht von der Dorsalseite. Fig. 2. Ansicht von der Ventralseite. Fig. 3. Ansicht vom äussern Rande. — In Fig. 1 ist die Cornea nach ihrer ungefähren Erstreckung und Form in unverletztem Zustande durch die Linie *Co.* angedeutet; *L.* = Linse. Die Buchstaben *a—c*

und a'—c' bedeuten die gleichen stärker pigmentirten Streifen in ihrem Auftreten auf den verschiedenen Seiten des Auges, worüber der Text zu vergleichen ist. Bei * eigenthümliche Falte vom Schnabel der Carina zur Mantelfläche des Auges.

Fig. 4. Längsschnitt durch die hintere Augenpartie; senkrecht auf die Ebene der Carina, zeigt also die Retina (*R.*) und Limitans im Querschnitt (Zeiss, Obj. AA. Oc. 2 $^{52}/_1$). a—c und a'—c' wie in Fig. 1—3. Zur allgemeinen Orientirung über das Auge bestimmt.

Fig. 5. Querschnitt der Retina und der nächsten Umgebung, um die Pigmentvertheilung und die allgemeinen Beziehungen der Augenbestandtheile in der Retinaregion des Auges zu zeigen. Die Carina (*Ca.*) ist bloss angedeutet (DD. 2 $^{230}/_1$).

Fig. 6. Membrana limitans, isolirt, von der retinalen Seite gesehen. An dem einen Ende hängt noch ein Restchen Glaskörper (*G. K.*). Die Zahlen $1'$—$6'$ bezeichnen die Leisten, welche den gleichbezeichneten (ohne Index) Stäbchenreihen der Retina in Fig. 5 entsprechen. — Bei * eine kleine Verletzung, bei ** Convergenz der Leisten, entsprechend der Convergenz der Stäbchenreihen in Fig. 11^a (Taf. II) (AA. 2. $^{52}/_1$).

Fig. 7. Ein kleines Stück der gleichen Membrana limitans, um den Ursprung der Limitansfasern zu zeigen (H. Imm., 2; $^{430}/_1$).

Fig. 8. Querschnitt durch die Retina, deren Sockel theilweise zerstört sind (vgl. den Text); besonders um die auf der linken Seite der Abbildung zwischen den Stäbchen herausgezogenen Limitansfasern (*Lim. f.*) in ihrem Zusammenhang mit der Membran zu zeigen (H. Imm., 2; $^{430}/_1$) (von einem kleineren Auge).

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch die Retina, aus dem die Limitans entfernt ist; Pigment zerstört; zeigt besonders das Verhalten der kernführenden Abschnitte der Retina zu den Sockeln, und dieser zu den Stäbchen; ausserdem die Streifung, resp. Plättchenstructur dieser letztern (H. Imm., 2; $^{430}/_1$). (Von einem grössern Auge.)

Fig. 10. Ganglienzellen der Retina, sowie die basalen Enden der Retinazellen (*R. Z.*), um die Einlagerung und Vertheilung der ersteren zwischen den Nervenfasern und in das Reticulum zu zeigen. — Der linke Rand der Zeichnung entspricht der dorsalen Seite des Auges ($^1/_{12}$'' Homog. Imm., 2; $^{505}/_1$).

Taf. II.

Fig. 11^a, 11^b. Flächenschnitt durch die Retina eines kleinen Auges, um die reihenartige Anordnung der Stäbchen zu zeigen. Die Sockel sind wegen des zu kleinen Massstabes nur im Allgemeinen angedeutet. Von den Stäbchenreihen sind blos die mit *2*—*6* bezeichneten ihrer ganzen Länge nach getroffen, die erste nur auf zwei kürzeren, nicht zusammenhängenden Strecken (rechts in der Figur 11^a). — Fig. 11^a ist mit CC, 2 ($^{145}/_1$) wiedergegeben, 11^b, lediglich um als Ueberblick zu dienen, nach nur 30facher Vergr.

Fig. 12. 13. Querschnitte durch die Retinazellen, erstere in der Gegend des Kernes, letztere eine Strecke darüber. — In der Kerngegend findet sich eine axial gelegene nicht gestreifte Protoplasma-Anhäufung, aber nur ein geringer gestreifter Wandbeleg; weiter nach oben ist erstere verschwunden, dafür ist der Wandbeleg entsprechend verstärkt ($^1/_{18}$'' Homog. Imm., 2; $^{810}/_1$).

Fig. 14. Aus einem Flächenschnitte der Retina; Querschnitte durch eine Anzahl von Stäbchen der Reihen *4* und *5*, sowie der zugehörigen Sockel darstellend. (Die Granulirung der letzteren ist etwas zu grob ausgefallen.) Zwischen den Stäbchen sind die feinen Querschnitte von Limitansfasern zu bemerken (*Lim. f.*) ($^1/_{18}$'' Homog. Imm., 2; $^{810}/_1$).

Fig. 15. *A—C* Querschnitte der Stäbchen an andern Stellen, auch mit Limitansfasern (Gl. Vergröss.).

Fig. 16. Ein Stück eines Querschnittes, Randpartie, um das Verhältniss der Nervenfasern zu den Retinazellen, ferner das der letzteren zu den Radiculae zu zeigen. Im Innern der Retinazellen sieht man um den Kern die axiale granulirte Protoplasmamasse, über welche der gestreifte Wandbeleg sich hinzieht. (Dieselbe Vergr.).

Fig. 17. Aus einem Flächenschnitt der Retina, Randpartie, um die Theilung der Retinazellen in die Radiculae zu zeigen. (Gleiche Vergr.).

Fig. 18. Schema, um die Verhältnisse, welche in Fig. 16 und 17 nach Präparaten gezeichnet sind, perspectivisch zu verdeutlichen.

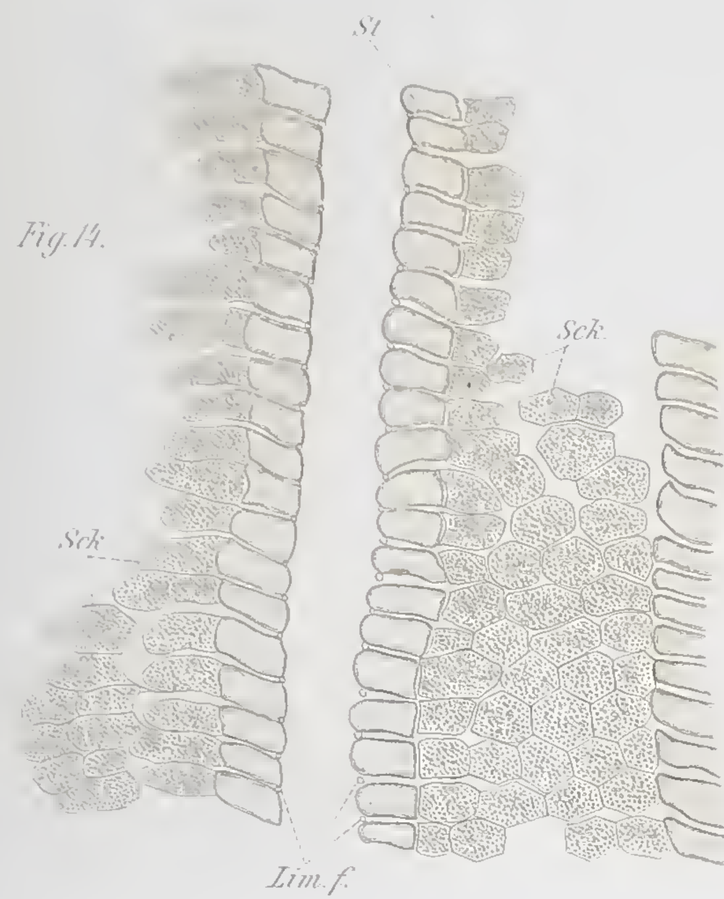
Fig. 19. Stück aus einem Längsschnitt durch das Auge, aus der ventralen Costalregion, um die in das Pigmentepithel (*Pig. Ep.*) eingelagerten Zellen (*Z.*) räthselhafter Bedeutung, sowie deren Zusammenhang mit Fasern der Nervenstränge (*N. f.''*), endlich die Radiculae des Pigmentepithels (*Rad.'*) zu zeigen. ($^1/_{12}$'' Homog. Imm. 2; $^{505}/_1$).

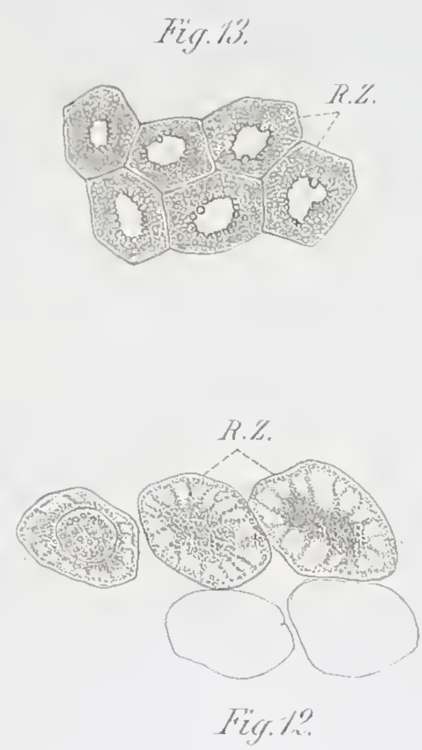
Fig. 20. Aus einem Flächenschnitt durch die Retina, in dem Niveau der Retinaspalte, unweit der Grenzmembran, um die Vertheilung der Zellen in ihr, sowie die horizontalen, vermuthlich mit den Circulärfasern zusammenhängenden, sie ausfüllenden Fasern zu zeigen. — Die kleinen, zwischen den Zellkernen zerstreuten Punkte sind Querschnitte von Fasern, welche zur Grenzmembran aufsteigen (vgl. Fig. 9, *R. Sp.*) (H. Imm., 2; $^{430}/_1$).

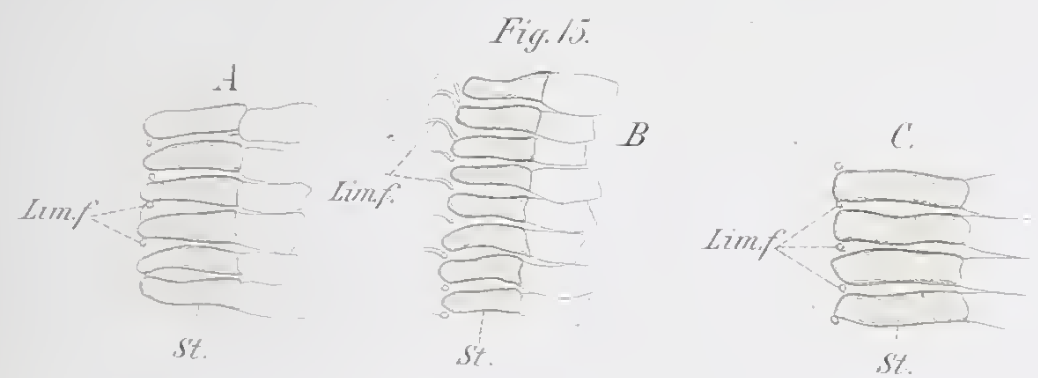
(Mit Ausnahme der Fig. 1—3 und Fig. 18 sind alle Abbildungen mit Hülfe der Abbé'schen Camera lucida entworfen.)

Die hier vorliegende zweite der „Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges“ bewegt sich, wie es die Natur des darin behandelten Gegenstandes bedingt, ziemlich in denselben Geleisen, wie ihre im Sommer 1884 erschienene Vorgängerin. Hier wie dort musste das meiste Gewicht auf die Elemente der Retina und ihrer nächsten Umgebung gelegt werden, um eine Sonderung des Typischen von dem mehr Zufälligen, wenn so zu sprechen erlaubt ist, zu ermöglichen. — Auf den grössern Reichthum an thatsächlichem Material, den die zweite Abhandlung vor der ersten voraus hat, möchte ich weniger Nachdruck gelegt wissen, als darauf, dass diese neugewonnenen Thatsachen sich so ungezwungen an die früher mitgetheilten anschliessen. Ich glaubte daraufhin den Versuch wagen zu dürfen, unter Verwerthung neuerer, am Schneckenauge constatirter Resultate eine Skizze des morphologischen Aufbaues der Sehorgane der Cephalophoren (excl. Pteropoden) zu entwerfen, die wenigstens einer der hauptsächlichsten Anforderungen an eine morphologische Erklärung, Zurückführung der mannigfaltigsten Einzelerscheinungen auf ihre einfachsten Grundformen, ziemlich Genüge leisten dürfte. Der Grundgedanke selbst hat mir schon früher vorgeschwebt, wie eine Stelle auf pag. 31 der ersten dieser Abhandlungen bezeugen mag; die hier vorliegende Formulirung ist allerdings eine wesentliche Erweiterung desselben.

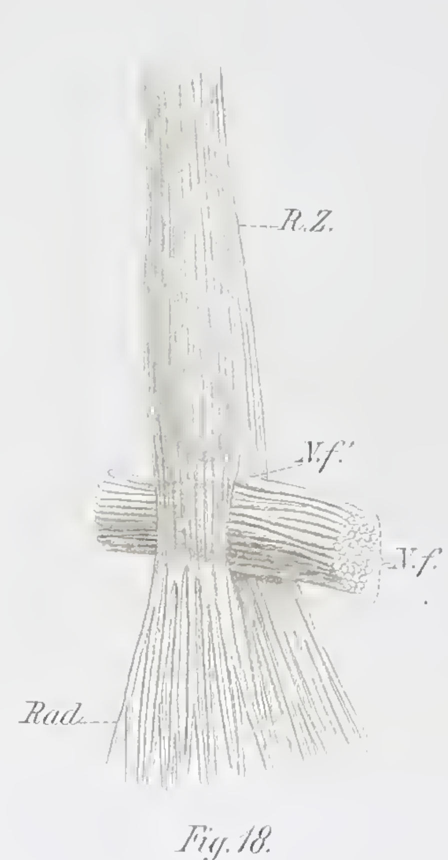
Halle a. S., Ende Februar 1886. **H. Grenacher.**

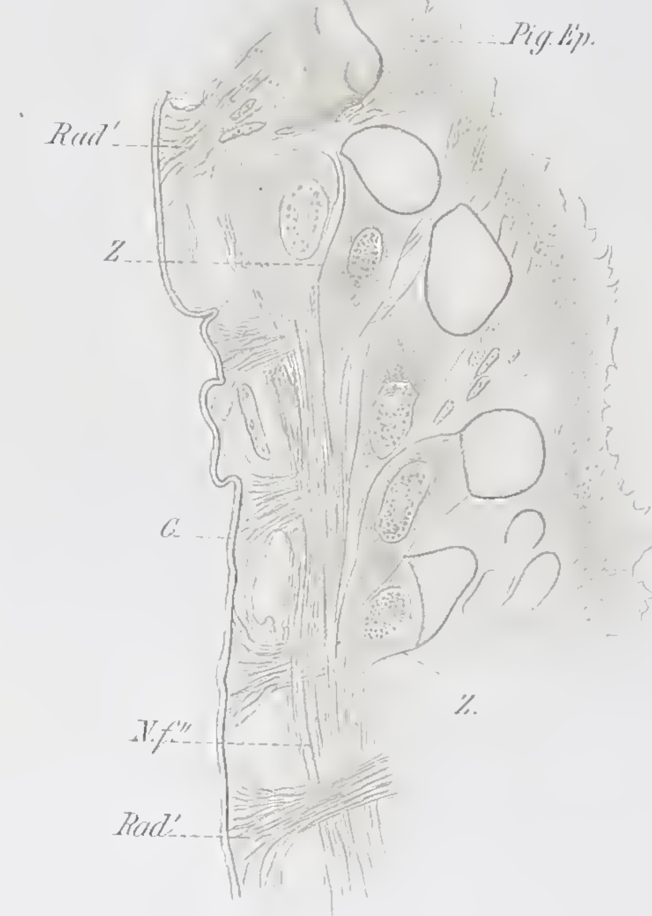

Fig. 14.
St
Sck
Sck
Lim. f.


Fig. 13.
R.Z.
R.Z.
Fig. 12.


Fig. 15.
A
B
C
Lim. f.
Lim. f.
Lim. f.
St.
St.
St.


N.f.
R.Sp.
Fig. 11. a
D
V
M.ret.
N.f.
R.Z.
Lim. Z.
St.
Sck.
Lim. Z.
R.Z.
Retic.


R.Z.
N.f.'
N.f.
Rad.
Fig. 18.


Pig. Ep.
Rad'.
Z.
Fig. 19.
C.
Z.
N.f.''
Rad'.

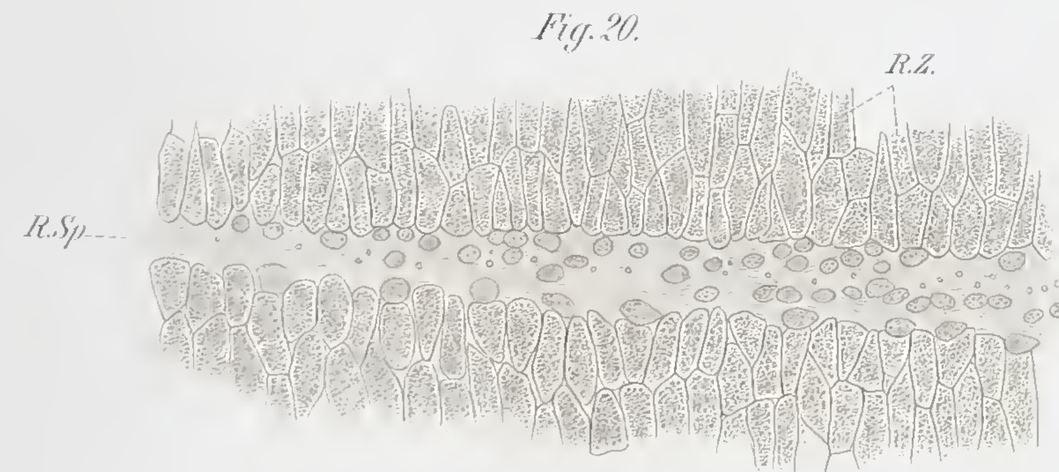
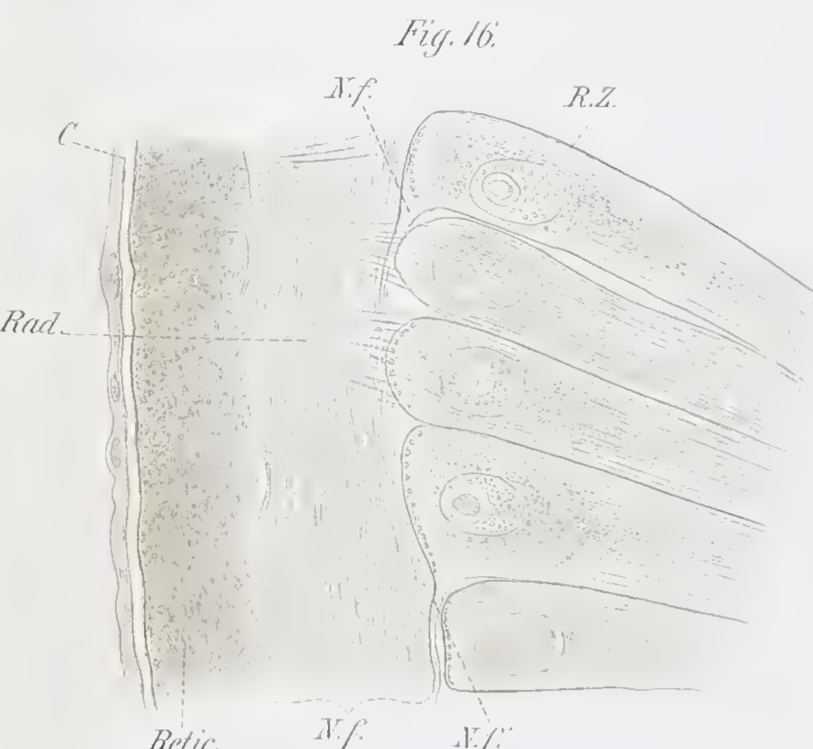

Fig. 20.
R.Z.
R.Sp.


Fig. 11. b


Fig. 16.
N.f.
R.Z.
C.
Rad.
Retic.
N.f.
N.f.''

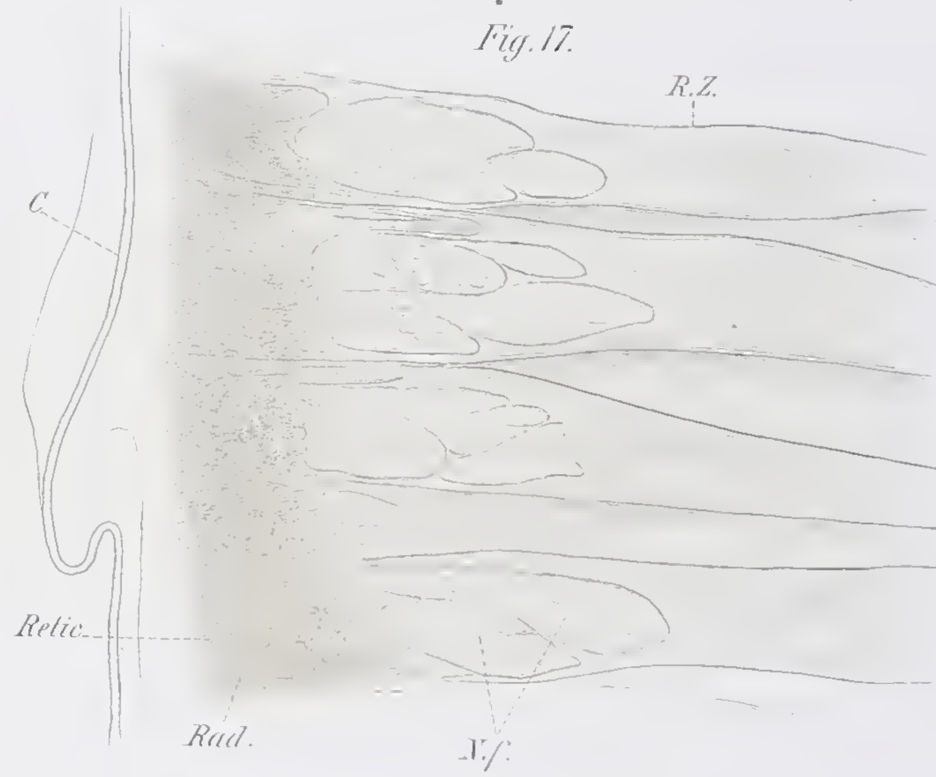

Fig. 17.
R.Z.
C.
Retic.
Rad.
N.f.


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Co
Co'
L
a'
b'
c'
Ca
M. retr.
N. op.
G.K.
Lim.
Z.
Z'
R.
Pig. Ep.
Pig. Ep'.
N.f.
N.f.'''
Sck.
St.
Gang
R. Sp.
Retic.
Rad.
R.Z.
Lim. f.
Lim. Z.
C.F.
Gr.